Pr 3835

Décembre 1993
Trimestriel

Fascicule 2-3-4
Tome 24

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

21 JAN. 1994

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

ISSN 0395-7217

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

BUREAU POUR L'ANNÉE 1993

***Président* :**
F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay Cedex. - Tél : 69.41.78.96. et Fax : 60.19.10.12.

***Vice-Présidents* :**
D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille. - Tél : 91.04.16.33 et Fax : 91.04.16.35.
B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.- Tél : 44.27.65.20.

***Présidents honoraires* :**
P. GRISON, M. LAMOTTE, G. LEMEE, P. OZENDA, G. RICOU, J.A. RIOUX.

***Secrétaire Général* :**
P. JOUVENTIN, C.E.B.C.-C.N.R.S., Villiers-en-Bois, 79360 Beauvoir sur Niort. - Tél : 49.09.61.11. et Fax : 49.09.65.26.

***Secrétaire Général adjoint* :**
M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05. Tél. : 44.08.18.22 et Fax : 44.08.18.56

***Trésorier* (par intérim)**
M. AUBRY, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05. Tél : 44.08.18.23 et Fax : 44.08.18.56.

***Trésorier adjoint* :**
H. MAURIN, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05. - Tél : 40.79.32.74 et Fax : 43.36.13.39.

CONSEIL POUR L'ANNÉE 1993

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer. Tél : 68.88.00.40. et Fax : 68.88.16.99.
D. BELLAN-SANTINI, (adresse ci-dessus).
G. BONIN, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, Centre St-Jérôme, Université de Provence, avenue E. Normandie-Niemen, 13397 Marseille Cedex. Tél : 91.28.84.37 et Fax : 91.02.05.50.
† F. BOURLIERE, Professeur Honoraire de l'Université, 15 avenue de Tourville, 75007 Paris. Tél. : 45.51.44.83.
A. CANARD, Laboratoire de Zoologie et Ecophysiologie, Université de Rennes I, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex. Tél : 99.28.61.56.
J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau. Tél : 64.22.37.40 et Fax : 60.60.42.83.
Y. CARTON, Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutive, C.N.R.S., 91198 Gif-sur-Yvette. Tél : 69.82.37.11.
† J.-J. CORRE, Laboratoire de Systématique et de Géobotanique Méditerrannéenne, Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonet, 34060 Montpellier Cedex. Tél : 67.63.17.93.
M. ECHAUBARD, (adresse ci-dessus).
B. ELKAIM, (adresse ci-dessus).
B. FROCHOT, Université de Bourgogne, B.P. 138, 21004 Dijon. Tél : 80.39.62.41.
E. GARNIER-ZARLI, Laboratoire de Biologie des Sols et des Eaux, Université Paris XII, 94000 Créteil. Tél : 48.38.91.44. (postes 25.06 et 24.93).
P. GILLET, Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie Marine, 3 place André Leroy, B.P. 808, 49005 Angers Cedex.
C. GIRARD, Laboratoire de Botanique-Ecologie Végétale, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 78850 Thivernal-Grignon. Tél : 30.81.54.26. et Fax. : 30.81.53.27.
O. GUELORGUET, Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex. Tél : 67.63.91.44.
C. JEANSON, Laboratoire d'Ecologie Générale, M.N.H.N., 4 avenue du Petit Château, 91800 Brunoy. Tél : 60.46.48.51 et Fax : 60.46.57.19.
P. JOUVENTIN, (adresse ci-dessus).
P. JULVE
P. LAGAUTERIE, D.I.R.E.N. Haute Normandie, Immeuble Blaise Pascal, 22 place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen. Tél. : 35.72.44.33.
A. LACOSTE, Laboratoire de Biologie Végétale, Université de Paris-Sud, Bât. 362, 91405 Orsay Cedex.
J.-J. LAZARE, Centre d'Ecologie Montagnarde de Gabas, 64440 Laruns. Tél : 59.05.32.11.
H. MAURIN, (adresse ci-dessus).
G. PAUTOU, Botanique et Biologie Végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex. Tél : 76.51.46.00.
F. RAMADE, (adresse ci-dessus).
B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble Cedex. Tél. : 76.51.46.80. et Fax : 76.51.48.48.
P. TESTARD, Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Géologie appliquée, 4 place Jussieu, 75005 Paris. Tél : 44.27.51.34.
P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand. Tél : 99.07.81.81.

Ce numéro du Bulletin d'Écologie a été réalisé par *QUETZAL COMMUNICATIONS* pour la Société d'Écologie
Imprimé en France, Louis Jean, 05003 Gap

Dépôt légal : 979 — Décembre 1993

Pz 3835

Trimestriel
Juin/Décembre 1993

Tome **24**
fascicule ***2-3-4***

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041563 7

BULLETIN D'ÉCOLOGIE
— TOME 24 - N° 2-3-4 —
Juin-Décembre 1993

SOMMAIRE

Le Moal Y.– Variabilité spatio-temporelle interannuelle des populations de *Donax*, en baie de Douarnenez 75

Robert J.-M. & Amiard J.-C.– Influence de la Loire sur les caractéristiques physico-chimiques des eaux de l'estuaire externe et des zones adjacentes 78

Roméo M., Gnassia-Barelli M., Sidoumou Z. & Nguyen Ph.– Variations spatio-temporelles des concentrations en métaux traces chez le Mollusque *Donax rugosus* de la côte mauritanienne 83

Sauriau P.-G., Robin J.-P. & Marchand J.– Les mortalités estivales du Mulet *Liza ramada* en Loire : dysfonctionnement cyclique du rôle de voie de migration d'un estuaire 87

Baudet J. & Gruet Y.– Quelques ports en eau profonde de Loire-Atlantique : modifications des fonds et incidences sur les peuplements benthiques 92

Bioret F. & Brigand L.– Fréquentation humaine et protection des espaces naturels littoraux : un exemple de diagnostic en vue d'une stratégie d'aménagement intégrée 96

Meinesz A., Astier J.-M., Bellone E., Lefevre E., Genot I., Hesse B. & Vitiello P.– Impact des aménagements gagnés sur la mer le long des côtes françaises de la Méditerranée (Régions Provence-Alpes-Côte d'Azur et Corse) 100

Moulis D., Barbel P. & Radulescu M.– Instabilité du trait de côte et recherche des conditions d'équilibre : le cas de la flèche de la Gracieuse (Bouches-du-Rhône) 104

Delhaye L. & Ponge J.-F.– Addendum : Étude des peuplements lombriciens et des caractères morphologiques des humus dans la réserve biologique de la Tillaie (Forêt domaniale de Fontainebleau, Ile-de-France) 108

Cuellar O.– Écologie de populations de lézards : étude d'une communauté sur une longue période ... 109

Gueugnot J., Coquillard P., Michelin Y. & Jougla Ph.– Agro-écologie des landes et herbages de l'étage montagnard du massif du Sancy (Massif Central, France) 151

Thomasson M. & Théodore G.– La végétation des sols récents dans le sud-ouest maigache : exemple de Tuléar. III La série halophile ou série des sansouires 167

Pellerin J.-C.– Relations interspécifiques entre le Chevreuil (*Capreolus Capreolus* L.) et le Sanglier (*Sus scrofa* L.) 179

Quezel P. & Barbero M.– Variations climatiques au Sahara et en Afrique sèche depuis le pliocène : enseignements de la flore et de la végétation actuelle 191

Rozé F.– Successions végétales après pâturage extensif par des chevaux dans une roselière..... 203

Résumés de thèses 210

CONTENTS

Le Moal Y.– Interannual spatio-temporal variations of *Donax* populations at Douarnenez Bay (Brittany - France)..... 75

Robert J.-M. & Amiard J.-C.– Influence of the Loire river on the physico-chemical characteristics of water in the external estuary and adjacent areas 78

Roméo M., Gnassia-Barelli M., Sidoumou Z. & Nguyen Ph.– Spatio-temporal variations of trace metal concentrations in the mollusc *Donax rugosus* along the Mauritanian coast. 83

Sauriau P.-G., Robin J.-P. & Marchand J.– Summer mortality of the amphihaline grey Mullet *Liza ramada* in the Loire estuary : cycling disfunctionning of an estuary as a migration route..... 87

Baudet J. & Gruet Y.– Management of deep water yacht ports in the Loire-Atlantique coast : changes in benthos characteristics and their effects on communities..... 92

Bioret F. & Brigand L.– Human frequentation and conservation of coastal natural areas : an example of diagnosis with a view to integrated management..... 96

Meinesz A., Astier J.-M., Bellone E., Lefevre E., Genot I., Hesse B. & Vitiello P.– Impact of seafront managements on benthic life along southeastern French Mediterranean coasts 100

Moulis D., Barbel P. & Radulescu M.– Coast instability and research for equilibrium : the experimental management of the « La Gracieuse » sandy spit (Delta of the Rhône river)..... 104

Delhaye L. & Ponge J.-F.– Addendum : Studies of earthwarm communities and morphological features of humus in the biological Reserve of La Tillaie (State Forest of Fontainebleau, Ile-de-France) 108

Cuellar O. – Lizard population ecology : a long term community study 109

Gueugnot J., Coquillard P., Michelin Y. & Jougla Ph.– Agro-ecology of highlander heathland sand grasslands of Massif du Sancy (Massif Central, France)..... 151

Thomasson M. & Théodore G.– The vegetation of the recent soils in the South-West of Madagascar : example of Tulear III. The halophilous succession..... 167

Pellerin J.-C.– Relationships between the roe-deer (*C. capreolus*) and the wild boar (*Sus scrofa*) . 179

Quezel P. & Barbero M.– Climatic changes in the Sahara and dry Africa since Pliocene : informations from present flora and vegetation..... 191

Rozé F.– Successional patterns after extensive grazing by Horses in a *Phragmites australis* community..... 203

Thesis review 210

AUX LECTEURS DU BULLETIN D'ÉCOLOGIE

L'année 1993 a été l'occasion d'une réflexion approfondie sur l'avenir du ***Bulletin d'Écologie***. J'ai consulté plusieurs collègues ; d'autres m'ont écrit spontanément. Le Conseil de la Société Française d'Écologie a débattu du problème lors de ses dernières réunions, en mai et en novembre.

Évidemment, les points de vue se sont révélés divers. Mais leur analyse a permis de dégager quelques orientations qui ont été retenues par le Conseil pour définir la politique éditoriale qui va être suivie désormais.

Le débat porte avant tout sur le niveau scientifique du ***Bulletin d'Écologie***, qui est modeste. Or tout chercheur doit publier de plus en plus impérativement dans des revues internationales dites de « rang A », ce que nul ne conteste : il en va de la présence de notre communauté scientifique sur la scène internationale. Mais, en conséquence, peu d'auteurs soumettent des articles au ***Bulletin d'Écologie***. Cependant, de plus en plus nombreux sont ceux qui s'inquiètent des effets pervers de l'application automatique et exclusive d'un principe qui peut conduire à privilégier le support vis-à-vis du contenu lors de l'évaluation des travaux des chercheurs.

Parmi ces effets, il faut craindre l'affaiblissement, voire la disparition des revues françaises d'écologie, même lorsqu'elles tentent de satisfaire aux « canons » du rang A. Il faut craindre aussi la régression des recherches de base sur la composition, la structure, le fonctionnement et la dynamique des systèmes écologiques, recherches qui sont par essence monographiques et descriptives, au meilleur sens de ce dernier qualificatif.

Il y a pourtant bien des raisons de donner une large place aux recherches de ce type.

Une première raison relève de la nature même de la démarche scientifique. Mais elle est occultée par une incompréhension totale de ce qu'est réellement l'observation d'un point de vue méthodologique. Elle est en même temps occultée par une idéalisation de l'expérimentation, qui n'est bien souvent qu'une observation fait par l'intermédiaire d'un appareillage plus ou moins sophistiqué, et non pas une véritable manipulation conçue pour tester des hypothèses alternatives. En réalité, la description, pour être valable, suppose un grand raffinement méthodologique, même si elle reste techniquement simple. Cela est essentiel, car l'observation constitue l'acte de recherche premier, celui qui rend possible tous les autres. Imagine-t-on de modéliser, ou de tester des hypothèses, en s'appuyant sur des connaissances, non pas exhaustives, bien sûr, mais, si j'ose dire, mal bâties ?

Une autre raison est conjoncturelle. Il est à la mode de parler de biodiversité. Puisque même l'on parle de diversité écologique, comment peut-on espérer en parler utilement sans développer l'étude soignée, méticuleuse, des systèmes écologiques, d'un point de vue à la fois structural, fonctionnel et dynamique ?

Une troisième raison, enfin, est liée à l'évolution du contexte social. En effet, la conservation du patrimoine naturel, la gestion durable de la biodiversité s'imposent de plus en plus, pour des raisons éthiques plus encore qu'économiques. Cela nécessite la constitution de

corpus de connaissances factuelles ordonnées, hiérarchisées, sur la biologie des espèces, sur la diversité des systèmes d'interactions biotiques, sur la dynamique de complexes écologiques où interfèrent processus physiques, chimiques, biologiques et anthropiques.

Il faut donc développer des recherches descriptives, au sens le plus noble. Il en résultera des connaissances fondamentales de qualité et, qui plus est, utiles.

La revue de la Société Française d'Écologie se doit d'accueillir de façon privilégiée des travaux menés dans cet esprit. Elle l'a déjà fait ; elle doit le faire davantage et mieux. Elle doit tout autant publier des études d'ordre méthodologique, des recherches faisant appel à la modélisation, des travaux théoriques. Revue consultée par des lecteurs aux multiples spécialités, elle doit aussi être une véritable revue d'écologie générale, accueillant des synthèses aussi bien que des débats scientifiques; accueillant aussi, pourquoi pas, quelques articles sur l'histoire de notre discipline, qui apporteront ce recul critique permettant de mieux comprendre la genèse des concepts qui structurent nos recherches. Attentive aux travaux des jeunes chercheurs, elle devra continuer de publier des résumés de thèses.

Concrètement, le ***Bulletin d'Écologie*** va changer de titre, pour s'appeler tout simplement « ***ÉCOLOGIE*** ». Ouverte sans restriction aux chercheurs français et étrangers, la revue « ***ÉCOLOGIE*** » accueillera préférentiellement des articles en français, mais aussi en anglais. Chaque article devra être accompagné d'une version abrégée dans l'autre langue. Pour plus de détails, je vous invite à consulter les nouvelles instructions aux auteurs. « ***ÉCOLOGIE*** » conservera le format du ***Bulletin d'Écologie*** et paraîtra à raison de quatre fascicules par an, de 64 pages chacun, ce nombre de pages étant fixé pour assurer l'équilibre budgétaire de la revue sur la base du nombre actuel d'abonnés au ***Bulletin d'Écologie.***

Le Conseil de la Société va mettre en place un Comité Éditorial et un Comité de rédaction ; à sa demande, j'ai accepté de continuer à assurer la direction de la publication, en tout cas le temps nécessaire à l'acquisition d'une vitesse de croisière satisfaisante.

Tant pour la forme que pour le fond des articles, « ***ÉCOLOGIE*** » sera une revue plus exigeante que ne l'a été le ***Bulletin d'Écologie***. Celui-ci a tenu, non sans difficulté, grâce aux lecteurs qui n'ont cessé de lui manifester sa confiance. J'espère qu'il accorderont leur soutien à une revue renouvelée mais qui ne renie pas vingt-quatre années d'existence. Souhaitons que « ***ÉCOLOGIE*** » accroisse son audience et remplisse pleinement un rôle utile vis-à-vis de notre communauté scientifique. Pour cela, il faut non seulement des lecteurs fidèles, mais aussi des auteurs de plus en plus nombreux à proposer des articles de qualité. Ceci est un appel…

Patrick BLANDIN

P.S. Afin de faciliter dès 1993 le retour à l'équilibre budgétaire, les fascicules 2, 3, et 4 du *Bulletin d'Écologie* sont publiés en une seule livraison. Merci de votre compréhension. P.B.

Bull. Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 75-77

VARIABILITÉ SPATIO-TEMPORELLE INTERANNUELLE DES POPULATIONS DE *DONAX*, EN BAIE DE DOUARNENEZ*

Y. LE MOAL

Université de Bretagne Occidentale, Laboratoire d'Océanographie biologique, Faculté des Sciences et Techniques - 6, avenue Le Gorgeu - 29287, Brest cedex (France)

SUMMARY
(original scientific paper)

Interannual spatio-temporal variations of Donax populations at Douarnenez Bay (Brittany - France).
Donax trunculus *and* Donax vittatus, *two bivalves, are very abundant in fine sandy beaches of « baie de Douarnenez » (Brittany-France). In space, for the two populations, juveniles and adults are separated.* Donax trunculus *is migrating from the top toward the low of the beach, during the pluriannual growth. Moreover, his annual recruitment is very variable. Partial recruitment of* Donax vittatus *occurs, at the low of the beach, every two years. Then adults are migrating to the subtidal zone.*

KEY WORDS : *Donax* - Populations - Recruitment - Spatial distribution - Interannual variations - Fine sandy beaches - Brittany.

RÉSUMÉ
(Travail original)

Les bivalves Donax trunculus *et* Donax vittatus *sont très abondants dans les plages de sable fin de la baie de Douarnenez (Bretagne, France). Chez les deux espèces, adultes et juvéniles sont spatialement séparés. Au cours de leur croissance pluriannuelle, les individus de Donax trucunlus migrent du sommet vers le bas de plage leur recrutement annuel est quantitativement très variable. Chez* Donax vittatus, *un recrutement partiel a bien tous les deux ans en bas de plage, puis les adultes migrent vers la zone subtidale.*

MOTS CLÉS : *Donax* - Populations - Recrutement - Distribution spatiale - Variations interannuelles - Plage de sable fin - Bretagne.

INTRODUCTION

Les plages de sable fin et propre, comme celle de Kervel en baie de Douarnenez, sont fréquentes sur toutes les côtes de l'Atlantique est (GUILLOU & BAYED, 1991). Leur peuplement caractéristique est composé de petits Crustacés (ex : *Bathyporeia*), de Polychètes (ex : *Owenia fusiformis*) et de Bivalves, au régime alimentaire essentiellement filtreur. Deux espèces de Bivalves, *Donax trunculus* et *Donax vittatus,* sont les espèces majeures et structurantes du peuplement, puisqu'elles composaient, par exemple en novembre 1990, 44 % de l'abondance du peuplement et 98 % de sa biomasse (non publié).

Les structures démographiques de ces deux populations, dans la plage de Kervel ont été définies précisément, lors d'un suivi écologique bimestriel, de l'été 1976 à celui de 1977 (GUILLOU & LE MOAL, 1978, 1980).

Dans le cadre d'un suivi pluriannuels, de 1977 à 1981, GUILLOU (1982) précise certaines modalités du recrutement de ces espèces. L'étude de ces populations étant incluse dans l'enseignement d'écologie de la Maîtrise d'Océanographie de Brest, elles ont également été échantillonnées, de 1985 à 1990. Ce sont ces derniers résultats que nous présentons, intégrés à la synthèse des différents suivis réalisés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Un échantillonnage, quantitatif (surface d'un prélèvement = 1/4 m^2), annuel, a été réalisé pendant six années, de 1985 à 1990, au mois de novembre. Les stations sont positionnées le long d'une radiale orientée du haut vers le bas de plage (GUILLOU & LE MOAL, 1980). Les individus récoltés sont mesurés selon la plus grande longueur de la valve, ce qui permet l'élaboration d'histogrammes de fréquence de taille. Leur décomposition modale (HARDING, 1949) définit le nombre de classes d'âges (cohortes), leur taille moyenne et la structure démographique de la population, à une station donnée, à une date donnée. La Figure 1 présente la synthèse des analyses annuelles.

*Manuscrit reçu le 11 décembre 1991 ; version révisée acceptée pour publication le 19 janvier 1993. Communication présentée au Colloque conjoint de l'Union des Océanographes de France et de la Société Française d'Écologie (Nantes, 1-4 juillet 1991).

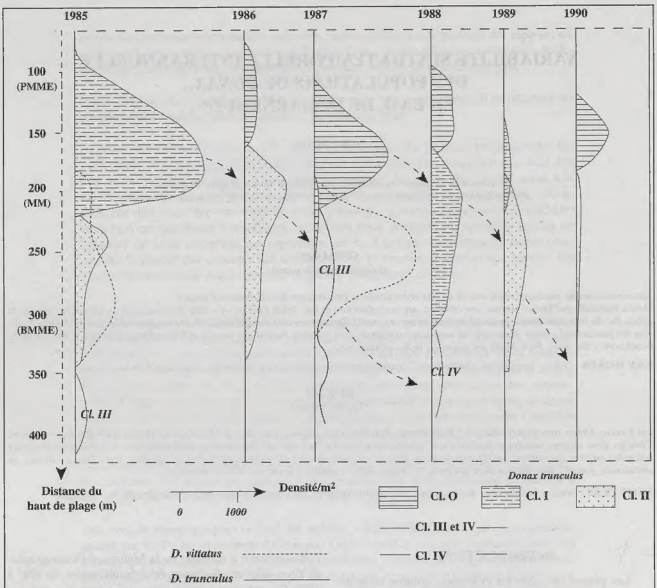


FIG. 1.– Distribution d'abondance, sur la plage de Kervel, à l'automne, des différentes classes d'âge de *D. trunculus* et de *D. Vitattus* de 1895 à 1990.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Donax trunculus occupe exclusivement la plage. L'espèce a un seul recrutement annuel, printanier ; elle peut vivre 4 à 5 ans et atteindre 45 mm (GUILLOU & LE MOAL, 1980).

Suivant le niveau de la plage, il existe une ségrégation spatiale des cohortes (GUILLOU & LE MOAL, 1978). En effet, (FIG. 1), la classe la plus jeune, celle du recrutement (Cl. 0), est toujours située au plus haut niveau de l'aire de répartition, avant 200 m à partir du haut de plage, entre les P.M. de M.E. et la mi-marée. Les animaux des 2ème et 3ème classes (Cl. I et Cl. II) succèdent spatialement à la classe plus jeune. Ils se distribuent entre 200 et 300 m, de lami-marée au bas niveau du médiolittoral. Les individus les plus âgés, ceux de la 4ème et 5ème années (Cl. III et IV) sont toujours situés dans les plus bas niveaux, en-dessous de 300 m, uniquement dans l'infralittoral exondable. Ces Bivalves effectuent donc une migration spatiale, du haut vers le bas de la plage, au cours de leur cycle biologique, qui dure 4 à 5 ans.

Par ailleurs l'importance du recrutement est très variable, selon les années, chez cette espèce. Déjà GUILLOU (1982) signalait son irrégularité : 1977 et 1978 sont deux années où le recrutement fut dense ; tandis que les deux années suivantes il n'y pas eu de recrutement, les adultes en forte densité étant installés à la place des jeunes. Nous confirmons également cette variabilité annuelle du recru-

tement qui est absent en 1985, faible en 1986, très important en 1987 (1.500 individus/m^2), présent en 1988, absent en 1989 et présent en 1990.

L'importance quantitative du recrutement influencera le devenir ultérieur de la population. Ainsi, la cohorte (Cl. 0) densément recrutée en 1987, se maintient en forte densité (Cl. I etCl. II) les années suivantes. Il en est de même pour le devenir de la Classe I, d'abondance extrême, observée en 1985. Par contre, l'absence de recrutement (1985, 1989) ou des recrutements plus faibles (1986, 1988) induisent la réduction drastique de ces cohortes, les années suivantes.

En outre, la structure démographique distribuée sur l'ensemble de la plage sera différente, d'une année à l'autre, en raison de la variabilité du recrutement. En 1985, il n'y a pas de recrutement, la Classe I est très dominante par son abondance et occupe anormalement l'aire du recrutement de l'espèce ; en 1986, la Classe II, plus âgée, abonde par rapport au recrutement ; en 1987,le recrutement est dense en haut de la plage ; en 1988, de nouveau, les classes plus âgées (Cl. I et IV) sont plus abondantes que le recrutement ; en 1989, seuls des adultes occupent l'estran ; en 1990, le recrutement est abondant et les classes plus âgées sont faiblement représentées.

Au vu de ces résultats, on peut également s'interroger sur l'éventualité d'un cycle en ce qui concerne l'intensité du recrutement. En effet, les deux années où le recrutement est dense (1987, 1990), les classes adultes plus âgées (Cl. I et II) sont alors présentes en faible densité. En revanche, toutes les années où les Classes I et II sont abondantes, le recrutement est alors absent ou moins abondant.

On peut donc se demander si la densité des Classes I et II migrant vers le bas de plage, ne contrôlerait pas l'importance du recrutement ; de trop fortes densités de ces individus (500 à 2.000 individus/m^2) inhibant peut-être leur effort de reproduction. Le phénomène de la larvi phagie n'est peut-être pas non plus à exclure.

Il faudrait donc attendre la fin d'un cycle migratoire de croissance avant qu'une nouvelle cohorte puisse fortement s'implanter.

La seconde espèce, *Donax vittatus* a un recrutement plurimodal, étalé en automne. Elle vit moins longtemps que la première espèce : deux à trois ans. Elle croît plus rapidement et atteint une taille maximale plus faible : 33 mm. Une partie du recrutement se produit sur l'estran. L'aire de recrutement est alors séparée et complémentaire de celle de l'espèce précédente. Les jeunes *Donax vittatus* s'installent toujours en-dessous de la mi-marée, au-delà de 200 m, sous la zone de recrutement de *Donax trunculus* (FIG. 1). Ensuite, les jeunes individus migrent en profondeur jusqu'à 5 m sous le zéro marin, là où se trouvent les classes plus âgées, mais également une autre partie du recrutement localisée plus bas.

En ce qui concerne l'importance du recrutement intertidal, GUILLOU (1982) observait l'existence d'un cycle biennal. Nous retrouvons en effet ce rythme biennal au début de notre suivi (1985-1987). En revanche, il semble que la reproduction de ce cycle puisse être interrompue accidentellement, comme en 1989, année où le recrutement ne se produit pas. Les conditions climatiques très chaudes de cet été là expliquent peut-être une perturbation de la reproduction pour cette espèce d'affinité tempérée.

CONCLUSION

L'analyse de cet exemple montre qu'un peuplement que nous avons observé stable dans sa composition spécifique 5 années durant (non publié), peut présenter une instabilité interne due aux fluctuations quantitatives des populations structurantes. Cette instabilité peut se manifester à la fois dans l'espace et dans le temps, comme le montrent les migrations de croissance de ces deux espèces. Cette variabilité n'est pas nécessairement aléatoire, mais peut présenter des phénomènes de cyclicité, comme le montre la répétition de ces cycles migratoires de croissance, très réguliers chez *Donax vittatus*. Des causes biologiques naturelles, intrinsèques au système, et non extérieures à celui-ci (perturbations physiques et anthropiques) peuvent très bien expliquer cette instabilité dynamique cyclique : le rythme de la reproduction chez *Donax vittatus* par exemple, les effets de densité chez *Donax trunculus*. Ces rythmes biologiques peuvent aussi s'interrompre accidentellement (non recrutement biennal de *Donax vittatus* en 1989).

Au delà de ces cas précis d'analyse des processus dynamiques, les études de « monitoring » sont indispensables pour définir les instabilités dynamiques naturelles. D'autre part, il sera de plus en plus nécessaire d'intégrer cette source de variabilité dans l'étude des perturbations, dans les études d'impact, dans la gestion des ressources et des écosystèmes, malgré les réelles difficultés d'échantillonnage et d'évaluation de ces processus.

BIBLIOGRAPHIE

GUILLOU, J. & LE MOAL Y., 1978.– Variabilité spatio-temporelle des populations de *Donax* en Baie de Douarnenez. *Haliotis*, 9 (1) : 77-80.

GUILLOU, J. & LE MOAL, 1980.– Aspects de la dynamique des populations de *Donax vittatus* et *Donax trunculus* en baie de Douarnenez. *Annal. Inst. Océanogr. Monaco*, 56 (1) : 55-64.

GUILLOU, J., 1982.– Variabilité des populations de *Donax trunculus* et *Donax vittatus*. *Nether. Jour. Sea Research*, 16 : 88-95.

GUILLOU, J. & BAYED A., 1991.– Contraintes du milieu sur les populations de *Donax trunculus* et *Donax venustus* Poli du littoral atlantique marocain. *Oceanologica Acta*, 14 (3) : 291-298.

HARDING, J.P., 1949.– The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Assoc., U.K.*, 28 : 141-153.

Bull. Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 78-82

INFLUENCE DE LA LOIRE SUR LES CARACTÉRISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES DES EAUX DE L'ESTUAIRE EXTERNE ET DES ZONES ADJACENTES*

J.-M. ROBERT[1] et J.-C. AMIARD[2]

ISOMer, URA 1356 du CNRS, Université de Nantes, France
[1]*Faculté des Sciences et des Techniques, 2 rue de la Houssinière, 44072 Nantes cedex 03*
[2]*Faculté de Pharmacie, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes cedex*

SUMMARY
(original scientific paper)

INFLUENCE OF THE LOIRE RIVER ON THE PHYSICO-CHEMICAL CHARACTERISTICS OF WATER IN THE EXTERNAL ESTUARY AND ADJACENT AREAS.
During the « Babel I » oceanographic cruise, water samples were taken up on May of 1979 in the external estuary of the river Loire ; in the north channel (Grand Charpentier) and in the south channel (Pointe Saint-Gildas). The study was realized during a tidal cycle by taking up the water at the 2 stations, at the surface of the water column and above the sediment. Many physico-chemical parameters were measured : temperature, turbidity, salinity, amonium-nitrite and nitrate-nitrogen, phosphorus, silicium and also 4 heavy metals (Cd, Cu, Pb, and Zn) in the water (soluble phasis) and associated to particles (insoluble phasis). The aim of the study was to characterize water pools which resulted from the fresh water-marine water mixing and also to define the direct effects of the tidal cycle on the physico-chemical variations of those mixed waters.

KEY WORDS : Estuary - Fresh and marine waters - Physico-chemical parameters - Tidal cycle - Loire River - France.

RÉSUMÉ
(Travail original)

Pendant la campagne océanographique « Babel I », des échantillons d'eau ont été prélevés en mai 1979 dans la région externe de l'estuaire de la Loire, dans le chenal nord (Grand Charpentier) et dans le chenal sud (Pointe Saint-Gildas). L'étude a été conduite pendant un cycle de marée, en prenant l'eau à deux stations, d'une part au sommet de la colonne d'eau, d'autre part près du sédiment. De nombreux paramètres physico-chimiques ont été mesurés : la température, la turbidité, la salinité, les teneurs en azote (ammoniaque, nitrites, nitrates), en phosphore, en silice, ainsi qu'en quatre métaux lourds (Cd, Cu, Pb, Zn) dans l'eau et dans les particules. L'objectif de l'étude était de caractériser les eaux résultant du mélange des eaux douces et de l'eau de mer, et de préciser les effets du cycle de la marée sur les variations de leurs caractéristiques.

MOTS CLÉS : Estuaire - Eaux continentales et marines - Paramètres physico-chimiques - Cycle de la marée - Loire - France.

INTRODUCTION

Au cours de la campagne océanographique « Babel I » effectuée dans l'estuaire externe de la Loire en mai 1979, des séries de prélèvements hydrologiques ont été réalisées au cours d'un cycle de marée, en surface et près du fond, en deux points fixes situés l'un au nord (Grand Charpentier), l'autre au sud (Pointe Saint-Gildas). Un grand nombre de paramètres physico-chimiques a été mesuré : température, turbidité, salinité, azote ammoniacal, nitreux et nitrique, phosphates, silicates, ainsi que les concentrations en quatre métaux à l'état de traces (Cd, Cu, Pb et Zn) à la fois dans la phase soluble et dans la phase insoluble.

Une telle étude consistait à identifier des masses d'eaux caractéristiques, issues du mélange eau douce-eaux marines, ainsi qu'à définir les effets directs du cycle de marée sur l'évolution physico-chimique de ces eaux de mélange.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITES DE PRÉLÈVEMENTS

Lors de la campagne menée en période printanière par des coefficients de marée de 75 à 86 sur le navire océanographique Thalia de l'IFREMER, des prélèvements hydrologiques ont été effectués en deux points fixes localisés

*Manuscrit reçu le 10 juin 1992 ; version révisée acceptée pour publication le 15 mars 1993. Communication présentée au Colloque conjoint de l'Union des Océanographes de France et de la Société Française d'Écologie (Nantes, 1-4 juillet 1991).

dans l'estuaire externe de la Loire : au Grand Charpentier (47° 12' N ; 2° 20' W) et à la Pointe Saint-Gildas (47° 10' S ; 2° 15' W). Les prélèvements ont été réalisés toutes les heures pendant un cycle complet de marée couvrant la période d'une pleine mer (PM) à la suivante. Les prélèvements ont été réalisés à chaque fois en surface (-1m sous la surface) et au fond (1m au-dessus du substrat), à l'aide d'une bouteille de prélèvements GOFlo, modifiée en vue du dosage des éléments-traces. A la période d'étude, le débit de la Loire était de 1550 m^3/s.

TRAITEMENT DES ÉCHANTILLONS, DÉTECTION ET QUANTIFICATION DES PARAMÈTRES

Dès leur arrivée sur le navire, les échantillons sont immédiatement préparés pour les analyses à effectuer ultérieurement au laboratoire.

Paramètres physiques

Sur chaque prélèvement, la température est immédiatement mesurée. Après stockage à 4°C, la turbidité (NTU) et la salinité (S/00) sont estimées respectivement par méthode néphélométrique (Turbidimètre Hach 2100 A) et mesure conductimétrique (salinomètre Guildline, Autosal modèle 8400).

Paramètres chimiques

Nutriments.– Les échantillons à analyser sont filtrés sur membrane Sartorius de 1,2 µm de porosité, puis stockés à - 30° C jusqu'au moment des dosages. Les teneurs des eaux en azote ammoniacal ($N\ NH_4$) sont mesurées par la méthode manuelle de KOROLEFF (1970). Celles en nitrites ($N\text{-}NO_2$), nitrates ($N\text{-}NO_3$), phosphates ($P\text{-}PO_4$), silicium ($Si\text{-}SiO_3$) sont évaluées en suivant les protocoles de STRICKLAND & PARSONS (1972), adaptés sur autoanalyseur Technicon.

Éléments-traces.– Sur tous les échantillons de surface et de fond, les phases solubles et insolubles sont filtrées avec des filtres Bio-Rad à 0,4 µm préalablement nettoyés. Sur la phase soluble (< 0,4 µm) quatre éléments-traces (Cd, Cu, Pb et Zn) sont dosés après double extraction selon la technique décrite par AMIARD *et al.* (1991). Les seules différences apportées à ce protocole sont la prise d'essai ramenée de 100 à 25 ml et le dosage du zinc qui est réalisé en spectrométrie d'absorption atomique de flamme (SAAF) alors que les trois autres éléments sont quantifiés en spectrométrie d'absorption atomique électrothermique à effet Zeeman (SAA). Les méthodes sont validées par des contrôles internes de qualité (AMIARD *et al.*, 1991). Les concentrations des éléments-traces présents dans la phase insoluble, c'est-à-dire liée à la matière en suspension (MES) et retenue sur un filtre à 0.40 µm, sont déterminées par SAA pour Cd, Cu et Pb et par SAAF pour Zn après digestion nitrique selon la technique décrite par Amiard *et al.* (1987). Les concentrations en éléments-traces dans les phases solubles et insolubles sont exprimées en mg/l

A l'époque où ces travaux ont été réalisés, l'échantillonnage des eaux marines en vue des dosages des éléments à l'état de traces n'étaient pas aussi rigoureux qu'actuellement. Les valeurs de concentrations des métaux fournis dans cette étude ne peuvent donc être pris comme des valeurs absolues ; par contre, toutes les opérations s'étant déroulées de façon similaire, les résultats sont statistiquement comparables entre eux.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

CONCENTRATIONS EN NUTRIMENTS ET MÉTAUX-TRACES

Les nutriments

Les concentrations en éléments majeurs, azote, phosphore, silicium révèlent sur les 2 sites des processus différents de mélange des eaux douces et marines (FIG.1). Il est à noter que la forme nitrique de l'azote domine sur toutes les autres.

A la station « Grand Charpentier », les concentrations en nutriments des eaux de surface suivent un cycle entre pleine mer (PM) et basse mer (BM) ; ces eaux passant d'une caractéristique marine (30 0/00) en PM à une étape saumâtre (12 0/00) en fin de BM : les nitrates et la silice apportés par la Loire conduisent à un enrichissement en surface d'environ 100 µM de $N\text{-}NO_3$ et 60 µM de $Si\text{-}SiO_3$. L'effet de cet enrichissement est retardé par rapport à l'heure de basse mer : 1 à 2 heures après BM. Les eaux d'origine marine, plus salées et plus lourdes, ne subissent que très légèrement l'influence des apports de surface : la salinité reste pratiquement constante et les teneurs en nitrates et silicium n'évoluent pratiquement pas

Au large de la Pointe Saint-Gildas, la stratification des eaux de surface et du fond est maintenue. Toutefois, on note que les eaux proches du fond sont, à cette station, sous l'effet d'un enrichissement en nutriments par les eaux de la Loire ; cet enrichissement est concomittant d'une baisse sensible de la salinité au moment précis de la basse mer. En surface, les teneurs en nitrates et silicates restent élevées, avec des amplitudes de variations difficiles à corréler avec le cycle de marée.

Les éléments-traces

Dans la phase soluble, les concentrations des métaux des eaux profondes sont supérieures à celles de la surface pour Cd et Pb, similaires pour Cu et Zn. Les concentrations en Cd, Cu et Pb sont identiques aux deux sites de prélèvements, tandis que celles en Zn sont supérieures à la Pointe Saint-Gildas qu'au Grand Charpentier.

Les teneurs de Cd et Cu sont inférieures dans l'estuaire externe par comparaison avec l'estuaire interne, près du Banc de Bilho et à la Pointe de l'Imperlay (AMIARD *et al.*, 1982). Les concentrations en Pb en surface

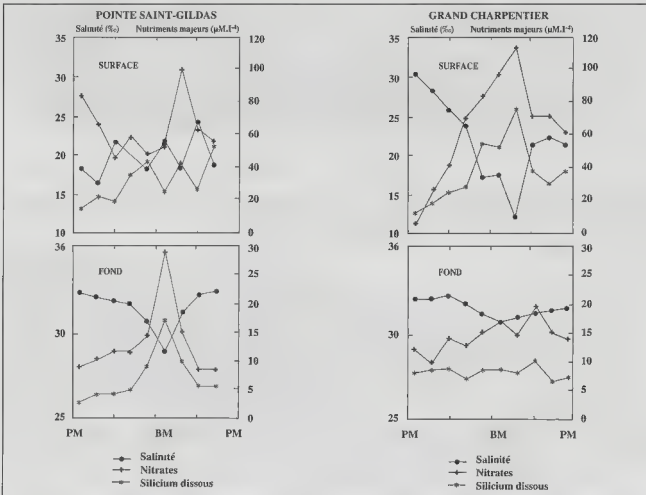


FIG. 1.– Variations des concentrations en azote nitrique, phosphore et silicium des eaux de surface et de profondeur aux deux stations, pendant un cycle complet de marée

sont identiques dans l'estuaire externe et interne ; celles en Zn sont identiques au Grand Charpentier et dans l'estuaire interne, mais sont nettement supérieures à la Pointe Saint-Gildas. Les valeurs moyennes des concentrations mesurées aux deux stations sont relativement fortes pour les quatre métaux et comparables aux valeurs rapportées en même période, par BRYAN (1976, 1984) pour le Canal de Bristol et la Mer d'Irlande, n'atteignant jamais les valeurs maximales observées dans ces zones. Par rapport à une eau côtière « typique » comme par exemple l'échantillon de référence standard CASS-1, les valeurs moyennes estimées sont 3 à 4 fois plus élevées pour le Cd et le Pb et 6 à 18 fois plus élevées pour le Cu et le Zn. Rappelons que les eaux de la Loire sont particulièrement riches en Cu et en Zn puisque dans les eaux potables de la Ville de Nantes pompées dans le fleuve, les concentrations en Cu varient en 1990 de 11 à 44 µg/l et celles en Zn d'environ 2 à 68 µg/l pour l'année 1990.

Les concentrations des métaux liés aux particules sédimentaires sont peu différentes entre la surface et le fond. Les concentrations sont nettement supérieures à la pointe Saint-Gildas pour Zn et surtout Cd et Cu. Les teneurs en métaux dissous ou liés aux particules révèlent donc un net enrichissement en ces éléments à la Pointe Saint-Gildas. Ce phénomène peut s'expliquer par une accumulation de sédiments fluviaux dans cette zone dite du chenal sud où les profondeurs sont plus faibles et les courants amoindris.

PRINCIPAUX PARAMÈTRES CARACTÉRISANT LES EAUX

De façon à hiérarchiser les paramètres physico-chimiques distinguant les eaux de l'estuaire externe, plusieurs analyses factorielles en composantes principales (ACP) ont été réalisées.

Au grand Charpentier, l'analyse factorielle ACP distingue très nettement les eaux de surface (chiffres impairs) des eaux du fond (chiffres pairs) (Fig. 2). Les eaux de surface et de fond font une révolution complète après chaque cycle de marée : les prélèvements du début (PM) n° 1 ou 2 et de fin de prélèvement (PM suivante) n° 19 ou 20, sont très proches sur le plan principal 1-2.

Les eaux du fond sont plus salées, tandis que les eaux de surface sont plus riches en composés majeurs (NO_2, NO_3, PO_4, Si) et sont plus chaudes.

A la Pointe Saint-Gildas, l'ACP distingue aussi très nettement les eaux de surface (riches en nitrites, nitrates et phosphates) des eaux du fond. Le cycle de prélèvement est moins complet ce qui explique une révolution des caractéristiques des eaux non refermée sur elle-même (Fig. 3).

PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DES EAUX

La salinité est toujours inférieure en surface par rapport au fond ; la situation est inverse pour la turbidité. Ces deux constats, très classiques, résultent de l'écoulement en surface des eaux de la Loire, plus ou moins diluées et d'un important courant de marée au voisinage du fond.

Les eaux de surface les plus dessalées sont celles qui contiennent les concentrations les plus élevées en nitrites, nitrates et silice. Les concentrations de phosphates et de nitrites-nitrates sont nettement corrélées en surface aux deux sites et au fond pour la Pointe Saint-Gildas.

ÉVOLUTION AU COURS D'UN CYCLE DE MARÉE

Au cours d'un cycle de marée, on observe au fond et aux deux sites, trois pics successifs de turbidité : l'un après PM, puis l'un avant et l'autre après BM. Au Grand Charpentier, la salinité, les concentrations en nitrates, nitrites et silice, restent stables au fond ; par contre, en surface, la salinité diminue rapidement juste avant la BM signalant l'arrivée des eaux de la Loire.

A la Pointe Saint-Gildas, la salinité en surface est très fluctuante tandis qu'au fond elle diminue nettement au moment de la basse mer. Ceci souligne le fait que les eaux de la Loire s'écouleraient vers le sud en passant à proximité de cette pointe empruntant ainsi toujours l'ancien chenal sud.

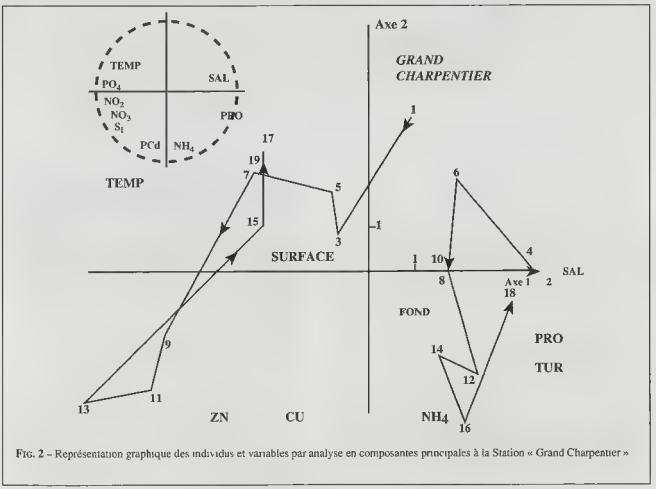


FIG. 2 – Représentation graphique des individus et variables par analyse en composantes principales à la Station « Grand Charpentier »

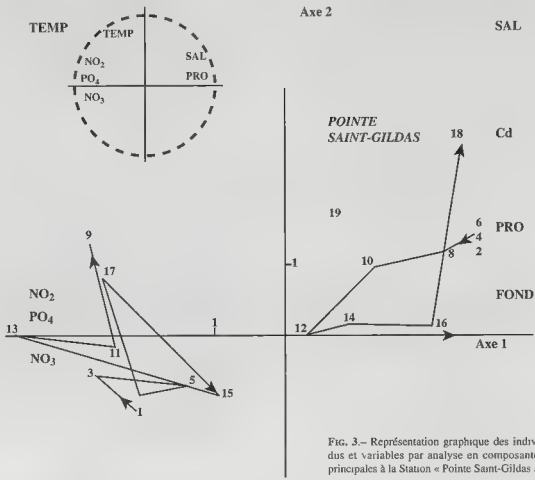


FIG. 3.– Représentation graphique des individus et variables par analyse en composantes principales à la Station « Pointe Saint-Gildas »

CONCLUSIONS

Dans la situation printanière décrite ici, l'effet direct de la Loire sur les eaux côtières se fait plus sentir dans le chenal nord que dans le chenal sud de l'estuaire externe. En effet, il se manifeste environ 2 heures après la basse mer, à la Pointe Saint-Gildas. Cette masse d'eau enrichie s'écoulant vers le sud, viendrait enrichir partiellement les eaux de la Baie de Bourgneuf, contribuant ainsi à augmenter le potentiel de croissance phytoplanctonique de cette zone, mais aussi à véhiculer des éléments métalliques venus de la Loire.

BIBLIOGRAPHIE

AMIARD J-C, AMIARD-TRIQUET C. & MÉTAYER C., 1982.– Distribution de quelques métaux (Cd, Pb, Cu, Zn) chez les organismes vivants de l'estuaire de la Loire et des zones adjacentes. *Bull. Soc. Sc. Nat Ouest Fr.*, 4 (4) : 153 168

AMIARD J-C, PINEAU A , BOITEAU H.L., MÉTAYER C. & AMIARD-TRIQUET C., 1987.– Application de la spectrométrie d'absorption atomique Zeeman aux dosages de huit éléments-traces (Ag, Cd, Cr, Cu, Mn, Ni, Pb et Se) dans des matrices solides. Water Res., 21, 693 697

AMIARD J-C, QUEGUINER F. & CAMUS Y., 1991.– Variations spatiales des concentrations métalliques (Cd, Cu, Pb) des eaux de la Mer d'Iroise. *Oceanol. Acta*, 14 : 141-150.

BRYAN G W , 1976.– Heavy metal contamination in the Sea. *In* : *Marine Pollution*. R. JOHNSTON, éd, Academic Press, London : 185-302

BRYAN G.W., 1984. - Pollution due to heavy metals and their compounds. *In* : *Marine Ecology*, O. KINNE, éd, John WILEY & Sons Ltd, New-York, 5 : 1289-1431

Bull. Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 83-86

VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES DES CONCENTRATIONS EN MÉTAUX TRACES CHEZ LE MOLLUSQUE *DONAX RUGOSUS* DE LA CÔTE MAURITANIENNE*

M. Romeo[1], M. Gnassia-Barelli[1], Z. Sidoumou[2] et Ph. Nguyen[2]

[1]*INSERM Unité 303 « Mer et Santé » - Laboratoire de Toxicologie marine, Faculté de Médecine, 06107 Nice cedex 02*
[2]*ISS - BP 5026, Nouakchott - Mauritanie*

SUMMARY
(original scientific paper)

Spatio-temporal variations of trace metal concentrations in the mollusc Donax rugosus *along the Mauritanian coast*

Donax rugosus *were sampled in June 1989 from twelve stations along the Mauritanian coast from the mouth of river Senegal to the centre (near Nouakchott) and to the north of Mauritania. Samples of the mollusc were also collected from June 1989 to September 1990 at a particular station. Concentrations of Cd, Cu, Fe, Mn and Zn were determined by AAS. The variations in space and time of trace metal concentrations were studied. Due to the high variability of the sample weight, the relationship $C = aW^b$ (C is the metallic concentration, W the weight of the organism, a and b are constants) was calculated as a function of the sampling sampling date. In most cases the coefficient b is close to zero, a tentative was done to determine the spatio-temporal variation of the coefficient b.*

KEY WORDS : *Donax rugosus* - Trace metals - Concentrations - Spatio-temporal variations - Mauritania.

RÉSUMÉ
(Travail original)

Le Mollusque bivalve Donax rugosus *a été echantillonné en juin 1989 dans douze stations de la côte mauritanienne, depuis l'embouchure du fleuve Sénégal jusqu'au nord de la Mauritanie, en passant par le centre (près de Nouakchott). Des prélèvements mensuels ont également été effectués de juin 1989 à septembre 1990 dans une station à 10 km de Nouakchott. Les concentrations de Cd, Cu, Fe, Mn et Zn ont été déterminées, en vue d'établir leurs variations spatiales et temporelles. En raison de la forte variabilité du poids individuel des animaux, la relation $C = aP^b$ (C : concentration en métal ; P : poids sec de l'animal ; a et b : constantes) a été établie en fonction de la date d'échantillonnage. Dans la plupart des cas, le coefficient b est voisin de zéro, mais il présente des variations spatio temporelles dont les causes sont discutées.*

MOTS CLÉS : *Donax rugosus* - Métaux traces - Concentrations - Variations spatio-temporelles - Mauritanie.

INTRODUCTION

La Mauritanie est un pays où la recherche, en ce qui concerne la pollution marine, est encore peu développée. Cependant quelques travaux ont été effectués (Roméo, 1987 et Roméo & Gnassia-Barelli, 1988). Ce pays a un plateau continental très riche. C'est une zone d'« upwelling » intense, permanent en ce qui concerne le cap Blanc et saisonnier plus au sud au niveau de Nouakchott. Ceci lui permet d'avoir d'importantes potentialités halieutiques et de pratiquer un effort de pêche sans cesse croissant. Une surveillance constante de la qualité des produits marins (en particulier la concentration en métaux traces) destinés à la consommation locale ainsi qu'à l'exportation, est donc nécessaire (Sidoumou, 1991).

L'espèce « indicatrice » choisie, *Donax rugosus*, est benthique et vit enfouie dans des sédiments détritiques à des profondeurs de 0 à 2 m (étage médiolittoral). Ce mollusque est particulièrement abondant sur les côtes mauritaniennes

*Manuscrit reçu le 16 novembre 1992 ; version révisée acceptée pour publication le 15 mars 993. Communicat on présentée au Colloque conjoint de l'Union des Océanographes de France et de la Société Française d'Ecologie (Nantes, 1-4 juillet 1991)

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons de *Donax rugosus* ont été récoltés à la main, à marée basse en douze stations le long de 260 km de côte entre N'Diago (Sud de la Mauritanie, près de l'embouchure du fleuve Sénégal) et Tanit (situé à 40 km au Nord de Nouakchott) lors d'une campagne effectuée les 26 et 27 juin 1989. Des prélèvements mensuels (13 dates : de juin 1989 à septembre 1990) ont été effectués en une station située à 10 km de Nouakchott (« cabanon du colonel »). Une fois sortis de l'eau, les Donax sont placés dans un seau en plastique contenant au fond un peu de sédiment provenant du même milieu. Quelques heures après, ils sont mis pour 24 h dans des bacs en plastique contenant de l'eau de mer naturelle (sans sédiment) à température (21 ± 1°C) et bullage constants. En vue de l'analyse en métaux, on forme des lots de 7 animaux de même taille, les parties molles sont minéralisées avec de l'acide nitrique suprapur à 65 % dans un four micro-ondes programmable où l'attaque est réalisée sous pression. Le minéralisat est analysé en spectrophotométrie d'absorption atomique en flamme pour Cu, Fe, Mn et Zn ; et en four pour Cd.

RÉSULTATS

Si on considère l'ensemble des résultats obtenus sur 116 lots prélevés le long de la côte mauritanienne les 26-27 juin 1989, les moyennes globales sont, par rapport au poids sec, de 1,05±0,63 µg.g^{-1} Cd, 20,6±10,0 µg.g^{-1} Cu, 658+310 µg g^{-1} Fe, 13,4±9,4 µg.g^{-1} Mn et 120±39 µg.g^{-1} Zn. Les valeurs limites sont de : de 0,07 à 4,05 µg Cd g^{-1} ; de 5,0 à 53,9 µg Cu g^{-1} ; de 131 à 1700 µg Fe g^{-1} ; de 4,0 à 65,9 µg Mn g^{-1} et de 55 à 326 µg Zn g^{-1}.

Pour examiner les concentrations en métaux en fonction du lieu de prélèvement, nous avons séparé les 12 stations en fonction de leurs caractéristiques géographiques. Le groupe 1 correspond aux sept stations du sud (N'Diago), le groupe 2 aux deux stations du centre près de Nouakchott et le groupe 3 aux trois stations du nord. Etant donné les variations importantes de poids, à l'intérieur d'un même groupe de stations, nous n'avons considéré pour chaque groupe de stations, que les concentrations en métaux des animaux de taille moyenne (0,4 g < poids sec du tissu mou < 0,8 g). Les résultats sont présentés dans le tableau I sous forme de valeurs moyennes :

Groupe	Cd	Cu	Fe	Mn	Zn
Groupe 1 n = 35	1,20±0,45	14,9±3,6	686±102	7,9±1,1	103±37
Groupe 2 n = 10	0,93±0,14	18,8±4,5	276±98	16,9±1,2	122±14
Groupe 3 n = 15	0,50±0,26	27,8±0,26	784±233	21,1±4,1	127±13

Pour le cuivre et le manganèse, les concentrations dans les *Donax* semblent croître du sud vers le nord, pour le cadmium c'est la tendance inverse qui se manifeste. Pour le zinc, il n'y a pas de différence significative suivant les groupes de stations. Pour le fer, les concentrations sont plus faibles pour les Donax récoltés dans les stations du centre. Les concentrations en zinc sont peu variables.

Pour les échantillons prélevés mensuellement pendant plus d'une année au cabanon du colonel (station 9), on constate que les concentrations en Cd sont très élevées en août et septembre 1990 alors que les poids secs sont très faibles. La variabilité du Cu est faible au cours de l'année. Les concentrations en Fe semblent suivre généralement les poids sauf au mois de juin 1990 où il y a une faible concentration pour un poids important. Les concentrations en Mn les plus élevées se rencontrent d'une part en juin 1989 et en janvier 1990 pour des animaux à poids forts et d'autre part en décembre 1989 pour des animaux petits. Les concentrations en Zn varient peu au cours de l'année, la plus forte concentration se rencontre en décembre 1989 (animaux petits). Nous avons alors établi (pour les 89 lots) les relations entre la concentration en métal dans les Donax et le poids sec des tissus mous, préconisées par BOYDEN (1974, 1977) ; ces relations sont de la forme :

$C = a\,P^b$ ou $\log C = \log a + b \log P$

C = concentration en métal dans l'organisme (µg g^{-1}) ; P = poids sec (g) ; a et b = constantes ; a est l'ordonnée à l'origine ; b est appelé le coefficient de régression.

Les équations sont données dans le tableau II.

TABLEAU II – Paramètres statistiques de la relation poids sec, concentration en métaux pour 89 lots de *Donax* prélevés au cours d'une année au cabanon du colonel.

Equations	Erreurs sur b	r
$Cd = 0{,}94\ P^{-0{,}33}$	0,06	0,743
$Cu = 11\ P^{0{,}09}$	0,03	0,949
$Fe = 221\ P^{+0{,}11}$	0,06	0,886
$Mn = 8\ P^{-0{,}03}$	0,05	0,886
$Zn = 115\ P^{+0{,}14}$	0,04	0,956

Les relations sont significatives ($p < 0{,}01$), les coefficients b sont proches de 0, sauf dans le cas du cadmium. Les variations du coefficient b ont été examinées mois par mois.

TABLEAU I.– Concentrations en métaux (en µg g^{-1}) dans les *Donax* de poids moyen prélevés le long de la côte

DISCUSSION

Dans l'ensemble, les concentrations en métaux traces chez *Donax rugosus* ne sont pas particulièrement élevées par rapport aux résultats publiés par différents auteurs sur les Mollusques.

En ce qui concerne les variations spatiales, différents facteurs peuvent entrer en jeu. Au sud se trouve l'embouchure du fleuve Sénégal, et cette région est industrialisée notamment la ville de Saint-Louis, située à une quinzaine de kilomètres des stations du groupe 1, c'est également une région agricole, les cultures irriguées (riz) sont en pleine expansion, ainsi que l'utilisation des engrais chimiques. D'autre part, il existe un upwelling saisonnier (automne, hiver ; MARGALEF, 1975) aux stations du « Nord » (groupe 3). On sait que les eaux des upwelling sont spécialement riches en métaux traces y compris en cadmium ; les animaux, prélevés en juin 1989 ont vécu une partie de leur cycle de vie dans ces eaux, l'interprétation des variations spatiales semble donc difficile. Néanmoins, on peut penser que les concentrations relativement fortes en cadmium au sud sont d'origine anthropique, alors que les concentrations en cuivre et manganèse des *Donax* des stations du nord seraient influencées par la présence des remontées d'eaux profondes. Les faibles fluctuations des concentrations en zinc rencontrées en fonction du lieu mais aussi en fonction de la période de l'année laisseraient penser que ce métal est régulé. BERTHET (1986) trouve une régulation du zinc par les moules, animaux dont le métabolisme est bien connu, mais cette régulation demeure limitée. Les concentrations en fer sont nettement plus faibles (de l'ordre de 250 mg par gramme) pour les animaux provenant des stations du centre par rapport à celles des animaux prélevés au sud ou au nord. Nous retrouvons ces faibles concentrations en fer pour les *Donax* prélevés au centre (et plus spécialement à la station du cabanon du colonel) pratiquement tout au long de l'année. On pourrait expliquer ces faibles concentrations du fait que les eaux de cette région sont très battues ; le mélange des eaux pourrait faire varier la forme physico-chimique du fer et le rendre moins disponible pour l'accumulation. Selon FABRE-TESTE (1980), l'annélide *Arenicola marina* essaie de maintenir constantes dans son organisme les concentrations de cuivre et zinc quel que soit le lieu de prélèvement ; en revanche celles du manganèse (métal moins toxique), présentent des variations de grande amplitude dans les animaux suivant les sites de prélèvement. Il est toujours possible que le manganèse et le fer restent présents sous forme particulaire dans la masse viscérale des Mollusques comme le soulignent BOYDEN (1977) pour le manganèse et BECKLEY (1981) pour le fer. COSSA *et al.* (1979) trouvent une modification de la relation taille (et donc poids)- concentration en cadmium selon les sites chez *Mytilus edulis*.

Les variations saisonnières du poids sec des *Donax* sont importantes, il semble qu'il y ait eu une période de maturité sexuelle, et donc de poids sec maximum, de juin à août 1989 et une autre d'avril à juin 1990. En décembre 1989 seuls des juvéniles ont été collectés (les adultes étant vraisemblablement descendus dans l'étage infra-littoral), le mois suivant (janvier 1990), des adultes et des juvéniles ont été trouvés. Les fluctuations pondérales semblent être la cause principale des variations saisonnières des concentrations en métaux chez *Donax*. Ceci est en accord avec les travaux de PHILLIPS (1976) et de AMIARD *et al.* (1986) sur *Mytilus edulis*. C'est pour cela que nous avons examiné mois par mois les relations entre concentrations métalliques et poids établies par BOYDEN, 1974. En fait pour tous les métaux essentiels : Cu, Fe, Mn et Zn, le coefficient de régression b est proche de 0. Selon BOYDEN (1974), quand b est proche de 0, il y a indépendance entre la concentration en métaux et le poids de l'animal : le métal est bien incorporé dans les tissus. D'autre part si b est inférieur à -0,25, le métal est adsorbé par les tissus vivants des Mollusques, c'est-à-dire que les animaux les plus petits auront les concentrations les plus fortes, ceci semble être le cas général du cadmium (b = -0,33, tableau II). Les variations de ce coefficient b pour le cadmium, élément non essentiel, sont très fortes au cours de l'année et un coefficient de l'ordre de + 0,90 (mai 90) a été trouvé pour des animaux adultes (de poids sec élevé). Chez des Mollusques adultes, *Patella vulgata*, BOYDEN (1977) rapporte des concentrations plus élevées en cadmium (b positif) que chez des animaux plus jeunes. De plus, un coefficient b de 1,16 est noté pour le cadmium chez des moules matures par BERTHET (1986) qui émet l'hypothèse que lorsque la croissance ralentit, si le flux de métal reste constant, sa concentration augmente chez l'animal.

Nous avons effectué une analyse en composantes principales sur l'ensemble des résultats des concentrations en métaux traces en fonction des stations et des dates (205 lots de *Donax*), Cinq variables ont été utilisées : les concentrations en cadmium, cuivre, fer, manganèse et zinc. La variable supplémentaire choisie a été le poids sec des tissus mous. Nous avons assimilé chaque échantillon (lot de *Donax*) à un point-observation. Le premier axe principal (51 % de la variance totale) reflète les concentrations dans les quatre métaux essentiels alors que sur l'axe 2 (20 % de la variance totale) les concentrations en cadmium sont fortement corrélées. En considérant la variable supplémentaire, il y a opposition entre poids et concentrations en métaux. Les fluctuations pondérales des concentrations en métaux traces chez *Donax rugosus* semblent donc avoir une importance tant en fonction du lieu qu'en fonction de la date de prélèvement.

BIBLIOGRAPHIE

AMIARD J C, AMIARD-TRIQUET C., BERTHET B. & MÉTAYER C , 1986.– Contribution to the ecotoxicological study of cadmium lead copper and zinc in the mussel *Mytilus edulis*. I. Field study *Mar. Biol.* 90, 425-431

BECKLEY L.E., 1981.- An experimental study on iron accumulation in the clam *Mactra lilacea*. *Mar Pollut Bull.*, 12, 138-139.

BERTHET B., 1986.– Etudes *in situ* et expérimentales du devenir de quelques éléments métalliques (Cd, Pb, Cu et Zn) dans un écosystème marin de zone conchylicole. *Doc. d'Etat ès-Sciences*, Scien Biol., Université de Rennes I, 220 p.

BOYDEN C R., 1974.– Trace metal content and size in Molluscs. *Nature*, 251, 311 314.

BOYDEN C.R., 1977.– Effect of size upon metal content of shellfish. *J. mar biol. Ass. U.K.* 57, 675-714.

COSSA D , BOURGET E., POULIOT D., PIUZÉ J. & CHANUT J P, 1980.– Geographical and seasonal variations in the relationship between trace metal content and body weight in *Mytilus edulis*. *Mar Biol.* 58, 7-14.

FABRE-TESTE L.J M., 1980 - Métaux lourds dans l'écosystème littoral marin : cuivre, fer, zinc et manganèse chez *Arenicola marina* L. (Annélide, Polychète) et dans les sédiments de la rade de Brest. *Doc 3ème cycle*, Université d'Aix-Marseille, Océano. Biol., 160 p.

MARGALEF R., 1975.– Composicion y distribucion del fitoplancton marino en la region de afloramiento del NW de Africa en marzo 1973 (campana « Artor » del cornide de Saavedra). Res. Exp. Cient. B/N Cornide *Invest. Pesq.* 4 (supl), 145-170.

PHILLIPS D J H., 1976.– The common mussel *Mytilus edulis* as an indicator of pollution by zinc, cadmium, lead and copper. I. Effects of environmental variables on uptake of metals. *Mar. Biol.* 38, 59-69

ROMÉO M , 1987.– Trace metal in fish roe from the Mauritania coast. *Mar. Pollut. Bull* ,18, 507 508

ROMÉO M. & GNASSIA-BARELLI M., 1988.– *Donax trunculus* and *Venus verrucosa* as bioindicators of trace metal concentrations in Mauritanian coastal waters *Mar. Biol.*, 99, 223-227.

SIDOUMOU Z., 1991.– Qualité des eaux du littoral mauritanien : étude des métaux traces chez deux mollusques bivalves *Venus verrucosa* et *Donax rugosus*. *Doc.Sciences de la Vie*. Université de Nice Sophia Antipolis, 184 p

Bull. Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 87-91

LES MORTALITÉS ESTIVALES DU MULET *LIZA RAMADA* EN LOIRE : DYSFONCTIONNEMENT CYCLIQUE DU ROLE DE VOIE DE MIGRATION D'UN ESTUAIRE*

P.-G. SAURIAU, J.-P. ROBIN et J. MARCHAND

Laboratoire de Biologie Marine, Université de Nantes 2, rue de la Houssinière, 44 072 Nantes cedex 03 (France).

SUMMARY
(original scientific paper)

SUMMER MORTALITY OF THE AMPHIHALINE GREY MULLET LIZA RAMADA IN THE LOIRE ESTUARY : CYCLING DYSFUNCTIONNING OF AN ESTUARY AS A MIGRATION ROUTE.

*Like many estuaries in Europe, the Loire Estuary is a migration route for amphihaline fish species. Fishes passing through the estuary exhibit specific migration pattern and timing. Anadromous fish spawn in fresh water (*Alosa sp , Lampetra fluviatilis, Osmerus eperlanus, Petromyzon marinus *and* Salmo salar*) whereas catadromous fish spawn in the sea (*Anguilla anguilla, Platichthys flesus *and* Liza ramada*) When migration coincides with periods of very poor estuarine water quality, mass mortality may occur. This phenomenon is observed in the Loire estuary in the case of the grey mullet* Liza ramada. *Adult mullet migrate seawards in late summer when very low oxygen conditions are observed in the maximum turbidity zone. Mortalities are observed when shoals of fish meet hypoxic water. In summer, freshwater discharge is low and oxygen problems are mainly related to the tidal situation and eutrophication of the river In periods of high tidal range, turbidity is maximal and degradation of resuspended organic material generates a total anoxia that is incompatible with the survival of fish.*

KEY WORDS *Liza ramada* - Amphihaline fish - Estuary - Summer mortality - Cyclic dysfunctionning - Loire River - France

RÉSUMÉ
(Travail original)

*Comme de nombreux estuaires en Europe, l'estuaire de la Loire est une voie de migration pour les poissons amphihalins. Les caractéristiques des mouvements migratoires et leur calendrier varient selon les espèces. Les poissons anadromes se reproduisent en rivière (*Alosa sp , Lampetra fluviatilis, Osmerus eperlanus, Petromyzon marinus *et* Salmo salar*), tandis que les espèces catadromes se reproduisent en mer (*Anguilla anguilla, Platichthys flesus *et* Liza ramada*). Quand la migration coincide avec la période de mauvaise qualité des eaux estuariennes, une mortalité massive peut se produire Un tel phénomène s'observe dans l'estuaire de la Loire pour le mulet* Liza ramada. *Les adultes migrent en effet vers la mer à la fin de l'été, alors que les eaux sont très appauvries en oxygène dans la zone de turbidité maximale ; les poissons rencontrant des eaux hypoxiques subissent de fortes mortalités. A cette période, l'apport d'eau douce est faible et les problèmes d'oxygène sont accentués par les conditions de marée et d'eutrophisation du fleuve Au moment des grandes marées, la turbidité est maximale et la dégradation des matières organiques remises en suspension entraîne une anoxie totale incompatible avec la survie des poissons.*

MOTS CLÉS : *Liza ramada* - Poisson amphihalin - Estuaire - Mortalité estivale - Dysfonctionnement cyclique - Loire - France.

INTRODUCTION

Situés à l'interface fleuve-océan, les estuaires constituent des pôles privilégiés de développement économique mais n'en demeurent pas moins des biotopes fragiles bien que très productifs. Les activités portuaires, industrielles et urbaines qui se sont développées dans l'estuaire de la Loire l'ont ainsi directement et indirectement modifié en réduisant progressivement ses espaces naturels (DEMAURE, 1979 ; MARCHAND & RIGAUD, 1984), en modifiant son fonctionnement hydraulique et ses caractéristiques hydrologiques (ANONYMES, 1984).

Pour les peuplements ichtyologiques, l'estuaire de la Loire possède trois fonctions biologiques (MARCHAND, 1980, 1987) : (1) zone d'habitat permanent pour les espèces typiquement estuariennes, (2) zone de nourricerie pour les juvéniles des espèces euryhalines marines et dulcicoles et (3) voie de migration pour les espèces amphihalines. Ces dernières effectuent en effet des mouvements migratoires d'ampleur variable, mais l'estuaire de la Loire constitue pour elles une voie de passage nécessaire à l'accomplissement de leur cycle biologique (MARCHAND, 1987). Basée sur la comparaison entre, d'une part, la chronologie des déplacements migratoires des espèces amphi-

* Manuscrit reçu le 20 décembre 1992 ; version révisée acceptée pour publication le 15 mars 1993. Communication présentée au Colloque conjoint de l'Union des Océanographes de France et de la Société Française d'Ecologie (Nantes, 1 4 juillet 1991).

FIG. 1 – Position des sites de mesures hydrologiques dans l'estuaire (*). La limite amont des dépôts vaseux liés au bouchon vaseux est indiquée (année d'étiage exceptionnel et fleche verticale). Le point kilométrique (pK) depuis St-Nazaire (pK = 0) est indiqué sous chaque ville.

halines et, d'autre part, les variations saisonnières des paramètres hydrologiques de l'estuaire, cette étude a pour but d'examiner les causes probables des mortalités estivales de l'un de ces migrateurs, le Mulet *Liza ramada* (Risso). Est alors examinée l'hypothèse selon laquelle ces mortalités, loin d'être un phénomène naturel, traduisent un dysfonctionnement biologique de l'estuaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les schémas spatio-temporels de migration des principaux poissons amphihalins en Loire sont établis à partir des synthèses écologiques et halieutiques de MARCHAND (1977) et BELLEC (1980) et précisés à partir d'études monospécifiques effectuées en Loire ou à défaut dans l'estuaire de la Gironde (BOIGONTIER & MOUNIE, 1984).

L'acquisition des températures, conductivités et teneurs en oxygène dissous est effectuée de manière continue, en point fixe, par des systèmes SYMEL automatisés. Parmi les six sites de mesure (FIG. 1), celui du Pellerin géré par le Port Atlantique Nantes Saint-Nazaire fut retenu en raison de sa position moyenne en étiage dans la zone du bouchon vaseux (FIG. 1). De janvier 1989 à octobre 1990, seules les moyennes journalières, minima et maxima des températures (°C), conductivités (mS.cm $^{-1}$) et teneurs en oxygène dissous (mg.l^{-1}) sont présentées. Sont adjoints le débit journalier de la Loire à Montjean (pK 116), son débit moyen calculé sur 110 ans et les coefficients de marée

RÉSULTATS ET DISCUSSION

SCHÉMAS DE MIGRATION DES ESPÈCES AMPHIHALINES

Les mouvements migratoires des amphihalins en Loire peuvent avoir une finalité colonisatrice, trophique ou génésique (MARCHAND, 1987). Deux groupes se distinguent selon la modalité de leur migration de reproduction : (1) migration anadrome (ponte en rivière) et (2) migration catadrome (ponte en mer). Appartiennent au premier groupe Aloses (*Alosa sp.*), Éperlan (*Osmerus eperlanus*), Lamproies (*Lampetra fluviatilis* et *Petromyzon marinus*) et Saumon (*Salmo salar*) alors que Anguille (*Anguilla anguilla*), Flet (*Platichthys flesus*) et Mulet (*Liza ramada*) appartiennent au second. Pour toutes ces espèces, les mouvements de montaison s'effectuent principalement en hiver-printemps et les avalaisons en automne-hiver (TAB. I). Seul, le mulet présente une migration estivale-automnale centrée sur les mois d'août à octobre.

CONDITIONS HYDROLOGIQUES EN POINT FIXE AU PELLERIN

L'évolution saisonnière des paramètres physico-chimiques dépend étroitement des facteurs débit fluvial et cycle de marée (ANONYMES, 1984). S'y ajoute l'augmentation des courants de marée liée aux aménagements portuaires qui ont d'une part favorisé la remontée vers Nantes du front de salinité en condition d'étiage et, d'autre part, amplifié les phénomènes de remise en suspension des

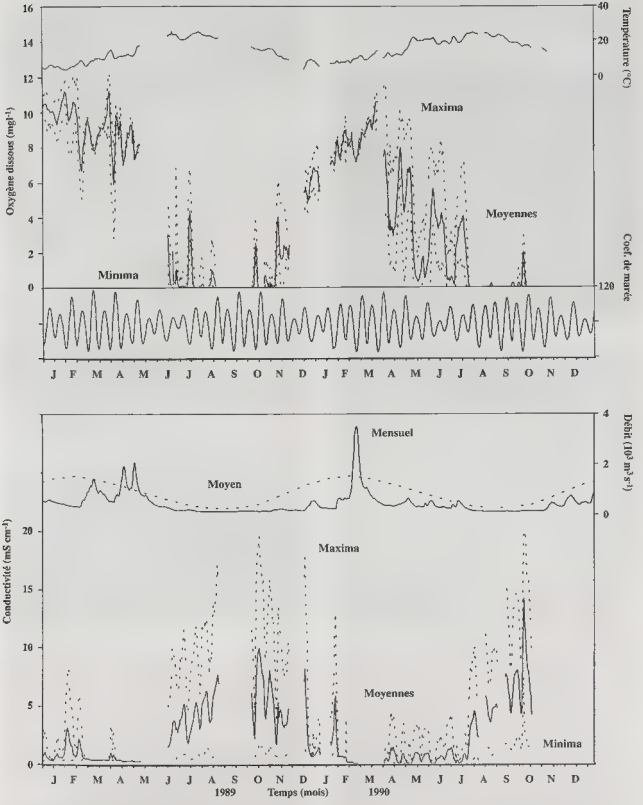


FIG. 2.– Conditions hydrologiques en point fixe au Pellerin. Température, teneur en oxygène dissous (maxima, moyenne et minima journaliers), cycle de marée, débit (mensuel et moyen sur 110 ans), conductivité (maxima, moyenne et minima journaliers). Les ruptures dans les graphes correspondent à des pannes d'enregistrement.

TABLEAU I.– Schéma spatio-temporel migratoire des amphihalins. Montaison (m) et avalaison (a). Données de Gironde (*). Sources : 1) MARCHAND (1977) ; 2) ELIE (1979) ; 3) BELLEC (1980) ; 4) BOIGONTIER & MOUNIE (1984) ; 5) BOISNEAU *et al.* (1985) ; 6) LARDEUX (1986) , 7) MASSON (1987) et 8) SAURIAU (1990).

GROUPE D'ESPÈCES	J F M A M J J A S O N D	Zone de ponte	Source
Groupe 1			
Alose feinte	——— ———	Loire amont	1, 3
Eperlan	- - - -	Loire PK 65-75	1, 3, 6
Grande Alose	— ——— ———	Loire amont	1, 5
Lamproie fluviatile	——— ———	Loire amont	4*
Lamproie marine	——— —	Loire amont	1, 3
Saumon adulte	——— ———	Loire amont	1, 3
Saumon juvénile	———		3
Groupe 2			
Anguille civelle	———		1,2,3
Anguille adulte	— ———	Mer Sargasses	1, 3
Flet adulte	——— ———	Golfe Gascogne	3, 7
Mulet adulte	——— ———	Golfe Gascogne	3, 8

sédiments dans le bouchon vaseux (ANONYMES, 1984).

1989 et 1990 sont des années sèches (FIG. 2) : faible durée des crues hivernales, fort étiage estival comparable à celui de 1976 avec des débits minimaux en septembre de 120 et 103 $m^3.s^{-1}$, respectivement. Au cours des crues hivernales et printanières, les teneurs en oxygène dissous avoisinent les 10 mg.l-1, valeurs proches de la saturation. En revanche, pendant l'étiage estival-automnal, les teneurs en oxygène dissous sont rarement supérieures à 4 mg.l-1 et atteignent le seuil de 0 $mg.l^{-1}$: l'anoxie des eaux du bouchon vaseux est totale.

Pendant ces étiages, les variations des teneurs en oxygène dissous sont étroitement corrélées aux cycles des marées (FIG. 2). En vives eaux, la remise en suspension des sédiments porte le bouchon vaseux à son extension maximale (ANONYMES, 1984) et l'oxydation des matières organiques en suspension provoque un déficit en oxygène dissous tel que des conditions d'anoxie totale apparaissent (FIG. 2). En mortes eaux, la turbidité diminue et la « crème de vase » se reforme. Corrélativement, la demande biologique et chimique en oxygène (DBO et DCO) diminue et la teneur en oxygène dissous augmente progressivement au cours des quelques jours qui suivent la plus faible marée de mortes eaux (ROMAÑA *et al.*, 1990). Conjointement, les variations de la conductivité traduisent l'influence du cycle lunaire et saisonnier des marées et la remontée progressive du front de salinité vers l'amont en étiage. Les valeurs minimales et maximales des concentrations en oxygène dissous et de la conductivité traduisent l'amplitude de leurs variations journalières : elles sont le reflet du trajet oscillant des masses d'eau au cours du cycle haute mer-basse mer au droit du point de mesures hydrologiques.

MORTALITÉS DES MULETS *LIZA RAMADA*

Bien que des mortalités soient décrites chez les anguilles, lamproies et saumons après leur reproduction (WHEELER, 1969), ce phénomène naturel ne peut être invoqué dans la genèse des mortalités estivales des mulets dans l'estuaire de la Loire. En effet, les mulets en migration catadrome sont des géniteurs submatures dont les gonades sont en phase de développement (SAURIAU, 1990). La ponte elle-même se déroulera au cours de l'hiver en mer, la présence d'une eau salée étant indispensable à la maturation des gonades de l'espèce (SAGI & ABRAHAM, 1985). Les mortalités estivales de *Liza ramada* résultent alors du synchronisme temporel de deux phénomènes ; le premier hydrologique, le second biologique. C'est en effet au cours de l'étiage estival-automnal, alors que prévalent des conditions d'anoxie les plus aigues (FIG. 2), que s'effectue, par vagues successives, la migration catadrome du mulet (TAB. I). Malgré une résistance physiologique certaine des Mugilidés vis-à-vis de l'hypoxie, les expériences de survie réalisées en milieu confiné indiquant que le seuil létal en oxygène varie de 0,6 à 1,3 $mg.l^{-1}$ (TRITAR *et al.*, 1977), les diverses vagues de migration du mulet sont en général associées à l'apparition de mortalités massives. Entre Nantes et Cordemais, les mulets morts se comptent, selon les années, par milliers voire par dizaines de milliers.

CONCLUSIONS

Déjà décrites en Tunisie dans les années 1960-70, les mortalités estivales de Mugilidés avaient alors été imputées au déficit en oxygène dissous des eaux du lac de Tunis, déficit lié d'une manière générale à sa pollution organique chronique (TRITAR, 1971). La relation de causalité directe et évidente entre l'anoxie des eaux estuariennes et les mortalités massives de mulets au moment même de leurs passages migratoires ne doit cependant pas occulter la présence d'autres causes pouvant potentiellement diminuer la résistance physiologique des mulets à l'hypoxie. Des anémies macrocytaires sont en effet observées chez des Mugilidés suite à la présence d'endoparasites (RADUJKOVIC *et al.*, 1983). De même, une contamination cutanée par des sels de plomb peut provoquer une anémie (KRAJNOVIC-OZRETIC & OZRETIC, 1980). Parallèlement à la vérification de telles hypothèses, il semble nécessaire d'obtenir des informations plus précises sur les caractéristiques de la migration de *Liza ramada* en Loire (vitesse, chronologie et durée des passages) ainsi que sur le lien entre le cycle de marée et la probabilité de franchissement de la zone anoxique (comportement et temps de résistance à l'anoxie).

En définitive, les mortalités estivales de mulets en Loire, bien que spectaculaires, ne doivent pas masquer le fait que l'ensemble du peuplement bentho-démersal ligé-

rien ne peut qu'être profondément perturbé par des conditions d'hypoxie-anoxie pouvant régner plus de six mois par an. Dans de telles conditions, l'estuaire de la Loire n'est plus en mesure d'assurer pleinement son rôle biologique de voie de migration. Il en va de même de ses capacités d'habitat permanent et de nourricerie déjà largement amoindries par les aménagements industriels et portuaires des années antérieures (MARCHAND, 1980).

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée grâce à l'appui financier en 1989 et 1990 de l'A.P.E.E.L. (Association pour la Protection de l'Environnement de l'Estuaire de la Loire). Les données hydrologiques nous ont été communiquées par le Service d'Etudes des Eaux du Port Autonome Nantes St-Nazaire (P.A.N.S.N.)

BIBLIOGRAPHIE

ANONYMES, 1984. *Rapport final du Comité Scientifique pour l'Environnement de l'Estuaire de la Loire*. Rapp. Scient. Tech., CNEXO, 55, 158 p.

BELLEC S., 1980. Evolution du milieu naturel et piscicole de l'axe Loire-Allier. In : « Richesses écologiques de l'axe Loire-Allier », *La Pêche illustrée*, n° spécial : 8-30

BOIGONTIER B. & MOUNIE D., 1984. *Contribution à la connaissance de la dynamique de la macrofaune benthо-démersale et pélagique en Gironde. Tentatives et difficultés pour relativiser l'impact mécanique d'une centrale nucléaire : le Blayais (Gironde)*. Thèse Doctorat 3ème cycle, I.N.P. Toulouse : 491 p.

BOISNEAU PH., MENNESSON C. & BAGLINIERE J. L., 1985. Observations sur l'activité de migration de la Grande Alose *Alosa alosa* L. en Loire (France). *Hydrobiologia*, 128 : 277-284.

DEMAURE J.-C., 1979. Les contraintes écologiques à l'aménagement de l'estuaire de la Loire. *Penn ar Bed*, 2 : 57-72

ELIE P., 1979. *Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla *Linné (Poisson, Téléostéen, Anguilliforme), dans l'estuaire de la Loire : pêche, écologie, écophysiologie et élevage*. Thèse Doctorat 3ème Cycle, Université de Rennes : 381 p

KRAJNOVIC-OZRETIC M. & OZRETIC B., 1980. The ALA-D activity test in lead-exposed grey mullet *Mugil auratus*. *Mar Ecol. Prog Ser.*, 3 : 187-191.

LARDEUX F., 1986. Eléments de dynamique de population de l'éperlan (*Osmerus eperlanus*) dans l'estuaire de la Loire. J. Rech. Océanogr., 11 : 25-28.

MARCHAND J. & RIGAUD C., 1984. *Etude de la faune circulante entre la Loire et les zones humides : prairie de Lavau et annexes*. Rap. C.S.E.E.L.-Ministères de l'Environnement et de la Mer, 132 p.

MARCHAND J., 1977. *Etude écologique de la Basse-Loire de Nantes à Saint-Nazaire (Invertébrés - Vertébrés)*. Rap. O.R.E.A.M. Lab. Biologie Marine, Université de Nantes, 1 : 210 p.

MARCHAND J., 1980. Distribution saisonnière, abondance et diversité de l'ichtyofaune de l'estuaire interne de la Loire. *Ann. Inst. océanogr.*, 56 : 127-137.

MARCHAND J., 1987. Rôles de l'estuaire de la Loire vis-à-vis des espèces d'intérêt halieutique. *Norois*, 34 : 133-135

MASSON G., 1987. *Biologie et écologie d'un poisson plat amphihalin, le Flet (*Platichthys flesus flesus *Linné, 1758) dans l'environnement ligérien : distribution, démographie, place au sein des réseaux trophiques*. Thèse Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, 344 p.

RADUJKOVIC B. M., PETROVIC Z. & TRILLES J.-P., 1983. Premiers résultats sur l'influence de quelques types de parasitoses (Acanthocéphales et Nématodes) sur les constantes érythrocytaires du poisson hôte : *Chelon labrosus* (RISSO, 1826) (PISCES : Mugilidae) de la baie de Kotor (Yougoslavie). *Glas. Republ. Zavoda Zast. Prirode*, 16 : 77 83.

ROMAÑA L. A., THOUVENIN B., GALLENNE B. & CASANOVA C., 1990. Influence du bouchon vaseux sur les variations des concentrations en oxygène dissous. Cas de l'estuaire de la Loire. *La Houille Blanche*, 3-4 : 257-263.

SAGI G. & ABRAHAM M., 1985. Photoperiod and ovarian activity in the grey mullet *Liza ramada* (Pisces : Mugilidae) *Israel J. Zool.*, 33 : 1-9.

SAURIAU P.-G., 1990. *Etude scientifique des causes et caractères de la mortalité du mulet dans l'estuaire de la Loire Synthèse biologique, bilan des mortalités 1989, revue bibliographique*. Rap. A.P.E.E.L.-Lab. Biologie Marine, Université de Nantes : 153 p.

TRITAR B., 1971. Etude expérimentale de la survie du genre *Mugil* en fonction de la teneur en oxygène dissous. *Bull. Inst. Océanogr. Pêche, Salammbô*, 2 : 209-215

TRITAR B., MARRAKCHI N. & PÉRES G., 1977. Effets des variations de la température et de la salinité associées à l'hypoxie sur la respiration d'une espèce de muge : *Mugil ramada* Risso. *Ann. Inst. Michel Pacha*, 10 : 1-15.

WHEELER A., 1969. *The fishes of the British Isles and North-West Europe*. MacMillan (ed.) : 613 p.

Bull Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 92-95

QUELQUES PORTS EN EAU PROFONDE DE LOIRE-ATLANTIQUE : MODIFICATIONS DES FONDS ET INCIDENCES SUR LES PEUPLEMENTS BENTHIQUES*

J. BAUDET et Y. GRUET

Laboratoire de Biologie marine, 2 rue de la Houssinière, 44072 Nantes cedex 03 (France)

SUMMARY
(original paper)

MANAGEMENT OF DEEP WATER YACHT PORTS IN THE LOIRE-ATLANTIQUE COAST : CHANGES IN BENTHOS CHARACTERISTICS AND THEIR EFFECTS ON COMMUNITIES. Coastal management of new yacht ports destroy original communities. The new benthic communities have a low species richness. Polychaeta living in salt water (Scolelepis fuliginosa, Capitella capitata) *or in brackish water* (Streblospio sp.) *confirm the high degree of pollution in the ports examined.*

KEY WORDS . Benthic communities - Yacht ports management - Loire-Atlantique - France.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'aménagement de nouveaux ports de plaisance détruit les peuplements benthiques originels, remplacés par des communautés à faible richesse spécifique. La présence de Polychètes d'eau marine (Scolelepis fuliginosa, Capitella capitata) *ou saumâtre* (Streblospio sp.) *confirme le haut niveau de pollution de cinq ports étudiés en Loire-Atlantique.*

MOTS CLÉS : Peuplements benthiques - Aménagement de ports de plaisance - Loire-Atlantique - France.

INTRODUCTION

En France, sur les côtes de mers à marée - Manche et Atlantique - les ports de pêche et de plaisance étaient autrefois des ports d'échouage. Les communautés benthiques de ces estrans correspondaient alors à des peuplements intertidaux en mode abrité, mais subissaient l'alternance des vives et mortes-eaux et une influence atténuée des houles. Au 19ème siècle, certains de ces ports furent modifiés de manière à maintenir les navires à flot : creusement et fermeture par des « portes » ou écluses. Depuis les années 1960-1970, le développement de la plaisance est à l'origine de nouveaux ports en eau profonde qui libèrent des contraintes horaires des marées et permettent une augmentation des effectifs au mouillage. Suivant leurs modes d'implantation ou d'extension, nous classons schématiquement les sites portuaires en trois catégories. Certains ports, comme celui de La Turballe, se sont agrandis autour du premier emplacement (FIG. 1). Sur certains estuaires, des ensembles portuaires ont progressé par étapes, en aménageant de nouveaux mouillages juste à l'aval des précédents. C'est le cas à Pornic où le port le plus récent ferme partiellement l'estuaire du Canal de Haute Perche.

* Manuscrit reçu le 5 juillet 1991 , accepté pour publication le 29 juillet 1991. Communication présentée au Colloque conjoint de l'Union des Océanographes de France et de la Société Française d'Écologie (Nantes, 1-4 juillet 1991).

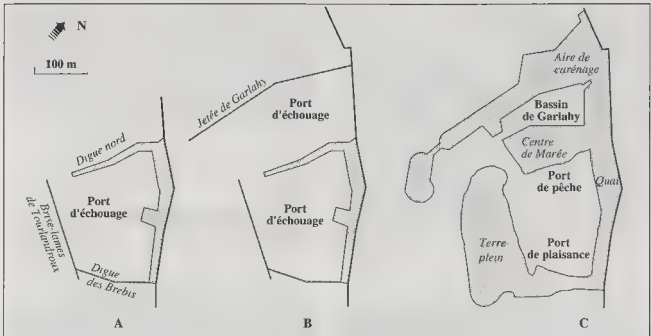


FIG. 1.– La Turballe : port de pêche et de plaisance, quelques étapes de son extension.
- A : après 1872 - B : après 1890 - C : état actuel.

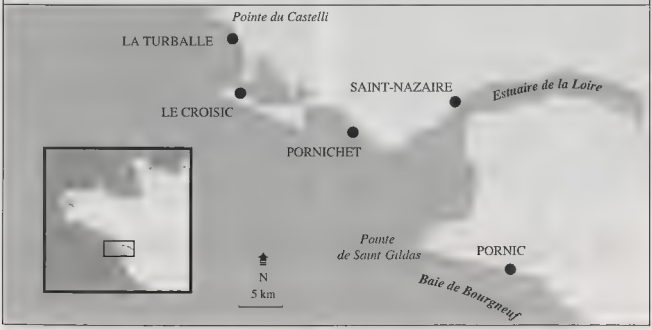


FIG. 2.– Carte de situation des sites portuaires étudiés en Loire-Atlantique

La dernière catégorie comporte les ports créés « de toutes pièces », sur des sites exposés et sans vocation portuaire antérieure, comme « Port Bourgenay » en Vendée. L'absence quasi totale de données biologiques sur les ports de Loire-Atlantique nous a amenés à étudier cinq sites (FIG. 2) : La Turballe, le Croisic, Pornichet, les bassins à flot de Saint-Nazaire et Pornic. L'échantillonnage du sédiment a été réalisé à partir d'un bateau ou de pontons flottants à l'aide d'une benne ou d'un cône Berthois lesté. Les animaux sont récoltés après tamisage de la vase sur une maille de 0,5 mm de côté. Nous remercions la Cellule « Qualité des eaux » de Loire-Atlantique pour son aide.

RÉSULTATS

MODIFICATIONS PHYSIQUES

L'approfondissement de ces « nouveaux ports » entre -1 m et -2 m C.M. (Cartes marines) est une constante, de même que l'accentuation de leur fermeture. En plus des digues, les aménagements comportent des quais, des terre-pleins (parkings, constructions) dont la surface peut être considérable par rapport à celle du port en eau (FIG. 1 et 3). L'extraction des matériaux du fond entraîne la destruction des peuplements benthiques qui y étaient liés et les comblements condamnent les espaces naturels recouverts. Cet aménagement implique donc une destruction des peuplements originels sur l'ensemble de la superficie. Les limites des structures construites, les flotteurs des pontons et les coques de bateaux offrent d'importantes surfaces

FIG. 3.– Quelques données physiques sur les ports étudiés.

	Côte du fond C.M.	EAU Surface et %	REMBLAI Surface et %
La Turballe			
après 1872	1 port (estran)	4,1 ha (83 %)	0,82 ha (17 %)
après 1890	2 ports (estran)	8,3 ha (89 %)	0,96 ha (10,5 %)
état actuel	2 ports (-1,5 m)	8,2 ha (58 %)	6 ha (42 %
Le Croisic			
(chambre des vases)			
avant	(estran) + 1,9 m		
actuel	+0,8 m		
Pornichet	-2 m	9,6 ha (56,2 %)	7,4 ha (43,8 %)
Saint-Nazaire			
(bassin à flot)	-4m	28,1 ha	
Pornic			
ancien port	(estran)		
La Noëveillard	-2 m	8 ha	

colonisables par les salissures biologiques. Ces surfaces lisses évoluent vers des faciès plus diversifiés caractérisés par leur proximité de la surface, par la permanence de l'immersion, l'abondance des algues et la présence de rugosités et microcavités. La recolonisation des fonds remodelés est essentiellement tributaire du type de substrat qui se substitue au milieu originel. L'approfondissement et la fermeture des ports favorisent le piégeage de particules minérales fines qui sédimentent en milieu calme. Les rejets des utilisateurs constituent d'importants apports de matière organique. Les fonds initiaux sont donc remplacés par des vases molles, noires et putrides, produisant de l'hydrogène sulfureux. Par manque d'hydrodynamisme ces matériaux, pourtant fluides, ne peuvent pas s'exporter naturellement. Faute d'exondation ces vases se compactent difficilement et ne s'oxydent pas. Ce type de substrat subtidal offre donc des caractéristiques physiques éloignées de celles des vasières intertidales. Il faut également ajouter les pollutions chimiques engendrées par l'utilisation du port (hydrocarbures, rejets domestiques, carénage, peintures, décapants). Nous n'abordons ici que les modifications internes au site portuaire. Mais, les incidences sur l'environnement marin sont plus importantes du fait des modifications des houles et de la sédimentation autour des ports.

LES PEUPLEMENTS BENTHIQUES DES SUBSTRATS MEUBLES (FIG. 4)

La faune intertidale et subtidale habituellement diversifiée et productive, car répartie sur des fonds naturels variés allant des sables grossiers aux vases en passant par

FIG. 4.– Faune des vases des ports en eau profonde

ESPÈCES	La Turballe	Le Croisic	Pornichet	St. Nazaire	Pornic
POLYCHÈTES					
Scolelepis fuliginosa	28,4 %				
Capitella capitata	71,6 %	50 %	24,1 %	16,8 %	
Nephtys hombergii			5,5 %		92,8 %
Streblospio sp.			3,7 %	80,5 %	
Cirratulidés			9,3 %		
Ampharete grubei			1,8 %		
Eteone sp. (juv.)				2,6 %	
MOLLUSQUES					
Abra nitida			55,5 %		
Nucula sp. (juv.)					7,2 %
Abra alba		(50 %)			
Total Polychètes	100 %	(50 %)	44,4 %	100 %	92,8 %
Nombre d'espèces	2	2	6	3	2
Nombre d'individus (par litre)	100,6	0,1	2,7	12,8	12
Volume de sédiment (litres)	5	20	20	6	12

d'éventuels herbiers à *Zostera* (OLLIVIER 1969), s'appauvrit fortement du fait de l'uniformisation des profondeurs et de la nature du fond. La majorité des espèces appartiennent aux Polychètes. Dans tous les cas les peuplements sont pauci-spécifiques ; 2 à 6 espèces. Par contre l'abondance varie beaucoup, d' un individu pour dix litres de sédiment au Croisic à plus de mille à la Turballe. Les Polychètes Spionidés (*Scolelepis fuliginosa*), Capitellidés (*Capitella capitata*), Cirratulidés, Nephtyidés (*Nephrys hombergii*) dominent dans les ports en eau salée. En estuaire, à Saint-Nazaire où les salinités oscillent entre 14 et 26 ‰ (GRUET *et al.*, 1978), le Polychète *Streblospio sp.* est le mieux représenté. *Capitella capitata* et *Scolelepis fuliginosa* supportent de fortes pollutions organiques (COGNETTI 1972, HILY 1984) et *Nephtys hombergii* tolère de faibles teneurs en oxygène (FALLESEN & JORGENSEN

1991). Ces vases sont généralement peuplées de Polychètes et d'Oligochètes, mais des Bivalves peuvent y vivre tel *Abra nitida* à Pornichet. Outre les pollutions de matière organique et l'anoxie ou la présence de SH_2 qui en découlent, ces organismes subissent des pollutions chimiques. Certains sédiments sont pratiquement azoiques comme celui de « la Chambre des vases » au Croisic. Ces résultats sont conformes à ceux de HILY *et al.*(1986) qui classent les peuplements à *Scolelepis* et *Capitella capitata* juste avant l'état azoique.

PEUPLEMENTS DE SUBSTRATS DURS

Les empierrements obliques des digues, à l'intérieur des ports, sont lentement recolonisés par la flore et la faune intertidales (algues brunes, Crustacés Cirripèdes...). Mais au dessous du niveau moyen des marées, l'envasement limite l'installation des organismes habituels. Les flotteurs des pontons supportent des peuplements benthiques infralittoraux dont la diversité spécifique est relativement élevée : 30 à 45 espèces animales et végétales. Les formes vivantes sont d'autant plus variées que les encroûtements s'épaississent et qu'ainsi se multiplient les microhabitats (crampons de laminaires, cavités de balanes mortes, byssus de moules, interstices entre les ascidies ou les moules). La couche superficielle du plan d'eau, peu turbide, mieux oxygénée, n'est cependant pas exempte de pollutions par les hydrocarbures. Parmi les Polychètes, signalons l'abondance de *Pomatoceros triqueter* (ZIBROWIUS & BELLAN 1969) et du Néréidé *Platynereis dumerilii* qualifiée de « sentinelle de la pollution » (BELLAN 1984). L'importance de la biomasse liée aux supports flottants engendre une production locale de matière organique (fèces, pseudofèces, mucus, cadavres) et en conséquence une augmentation de son accumulation sur le fond.

CONCLUSIONS

La création de ports en eau profonde s'accompagne de remblaiements parfois importants (57 % de l'emprise du port à La Turballe). Le creusement des bassins entraîne également la destruction totale des peuplements intertidaux. Le milieu très abrité, fermé constitue un « piège » où s'intensifie une sédimentation fine qui modifie la nature des fonds. Les vases plus ou moins riches en matière organique et en polluants divers sont peu favorables à la faune. Seules quelques espèces résistantes recolonisent le fond et la richesse en espèces reste donc très faible. Les peuplements qui se développent sur les structures flottantes offrent une plus grande richesse en espèces, mais leur dégradation contribue à aggraver le taux de matière organique. Les indices biologiques (BELLAN 1984) se rapportent surtout à des espèces tolérantes (*Nephtys hombergii*) et à des espèces opportunistes de premier ou de deuxième ordre (*Capitella capitata* et *Scolelepis fuliginosa*), Polychètes qui prospèrent dans les ports examinés, sauf en milieu saumâtre où *Streblospio sp.* domine. En complétant ces résultats préliminaires, une classification « biologique » des différents ports de la région pourra être envisagée.

BIBLIOGRAPHIE

BELLAN G., 1984.– Indicateurs et indices biologiques dans le domaine marin. *Bull. Ecol.*, 15 : 13-20.

COGNETTI G., 1972.– Distribution of Polychaeta in polluted waters. Rev. Intern. *Océanogr. Méd.*, 25 : 23-34

FALLESEN G. & JORGENSEN H.M., 1991.– Distribution of Nephtys hombergii and N.ciliata (Polychaeta : Nephtyidae) in Arhus Bay, Denmark, with emphasis on the effect of severe oxygen deficiency. *Ophelia*, suppl. 5 : 443-450.

GRUET Y., MAILLARD Y. & MARCHAND J., 1978.– Etude écologique des bassins à flot du port de Saint-Nazaire (Loire-Atlantique). *Bull. Ecol.*, 9 : 157-168

HILY C., 1984.– *Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne occidentale, vol. 1 : 359 p. ; vol. 2 : 337 p.

HILY C., LE BRIS H. & GLÉMAREC M., 1986.– Impacts biologiques des émissaires urbains sur les écosystèmes benthiques *Océanis*, 12 (6) : 419-426

OLLIVIER M.Th., 1969.– Etude des peuplements de Zostères, Lanice et Sabelles de la région dinardaise. *Tethys*, 1-4 : 1097-1138

ZIBROWIUS H. & BELLAN G., 1969.– Sur un nouveau cas de salissures biologiques favorisées par le chlore. *Téthys*, 1-2 : 375-382

Bull. Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 96 99

FRÉQUENTATION HUMAINE ET PROTECTION DES ESPACES NATURELS LITTORAUX :

UN EXEMPLE DE DIAGNOSTIC EN VUE D'UNE STRATÉGIE D'AMÉNAGEMENT INTÉGRÉE*

F. Bioret et L. Brigand

Géosystèmes, Laboratoire d'Analyse spatiale de l'environnement, URA 1518 C.N.R.S.
Université de Bretagne Occidentale B.P. 452. 29275 Brest cedex.

SUMMARY
(original scientific paper)

Human frequentation and conservation of coastal natural areas : an example of diagnosis with a view to integrated management.
Since a few decades, the increase of human pressure on coastal areas leads to high degeneration processes of the vegetation cover. We attend besides an insidious standardization of plant communities and landscapes. A pluridisciplinary analysis methodology, based on a geographical approach, allows in a first stage, the evaluation of the alteration of the plant communities. This analysis could lead to proposals for protection and management of such disturbed areas, integrating the whole constraints concerning frequentation. This methodology has been first tested on the sea cliffs coasts of the isle of Groix (Morbihan).

KEY WORDS Coastal natural areas - Vegetation cover - Frequentation - Conservation - Diagnosis Integrated management

RÉSUMÉ
(travail original)

Depuis quelques décennies, l augmentation de la fréquentation de sites côtiers provoque d'intenses phénomènes de couvert végétal. On assiste de fait à une insidieuse banalisation des communautés végétales et des paysages. Une méthode d'analyse pluridisciplinaire, fondée sur une approche géographique, permet dans un premier temps d'evaluer l'altération des communautés végétales. Cette analyse peut conduire a des propositions de protection et d aménagement intégrant l'ensemble des contraintes liees à la fréquentation. Elle a été testée pour la première fois sur les falaises côtières de l'île de Groix (Morbihan).

MOTS CLÉS . Espaces naturels littoraux Couvert végétal Frequentation - Protection - Diagnostic - Aménagement intégré

INTRODUCTION

Depuis une vingtaine d'années, la surfréquentation des hauts de falaises cause d'importants problèmes de dégradation du couvert végétal et d'altération paysagère des sites dans les secteurs les plus touristiques sur le littoral breton. Sur les côtes rocheuses des sites les plus fréquentés, l'altération du couvert végétal est très importante et tend à devenir irréversible : c'est le cas par exemple au Cap Fréhel, à la pointe de Pen Hir, à la pointe du Raz, sur cetaines pointes de Belle-Ile, ou en Presqu'île de Quiberon. Force est de constater l'absence de solutions concrètes, en raison notamment d'une prise de conscience tardive de l'ampleur de tels phénomènes, et ce en dépit d'avertissements lancés par la communauté scientifique (Corillion 1960, Gehu 1963, Keraudren & Aymonin 1982 paru 1985). Si l'on compare avec les milieux dunaires, qui ont fait l'objet de nombreuses études et d'importants travaux de réhabiltation ou de protection, l'état des connaissances en matière de dégradation et de restauration des hauts de falaises reste faible, ce qui demeure préoccupant. Seules quelques opérations ponctuelles de mise en défens de certains secteurs par la pose de blocs, de pieux, ou le creusement de fossés, permettent

* Manuscrit reçu le 5 juillet 1991 , version révisée acceptée pour publication le 2 septembre 1991. Communication présentée au Colloque conjoint de l'Union des Océanographes de France t de la Société Française d'Écologie (Nantes, 1 4 juillet 1991)

d'éviter la circulation et le stationnement anarchique des véhicules. Lorsque le piétinement reste très important, il entrave la régénération spontanée des communautés végétales. Ce travail va tenter de décrire une méthode d'évaluation de l'état de dégradation des falaises littorales, à travers une approche pluridisciplinaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le présent travail est mené depuis 1988 sur le littoral de la côte sud et sud-ouest de l'île de Groix. La fréquentation humaine est considérée ici comme le facteur essentiel de la dégradation du milieu (BIORET & FERRAND 1986). Deux secteurs de la côte rocheuse de l'île ont été plus particulièrement étudiés : la pointe de Pen Men, située dans la réserve naturelle François Le Bail, donc dans un secteur a priori protégé, et la pointe de l'Enfer, ne bénéficiant à l'heure actuelle d'aucune mesure de protection physique (CARTE 1).

LE DIAGNOSTIC PAYSAGER

L'évaluation de l'état d'altération des communautés de pelouses et de landes des hauts de falaises a été réalisée selon la méthode du diagnostic paysager, mise au point lors de travaux antérieurs (BIORET *et al.* 1988 paru 1991), fondée sur une échelle de dégradation (FIG. 1) et sur l'approche symphytosociologique. Sur les deux sites d'étude, une cartographie de l'état d'altération des communautés végétales a été réalisée. Une analyse à l'échelle de l'ensemble du littoral rocheux méridional et sud-occidental de l'île a également été menée.

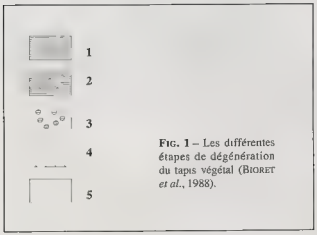
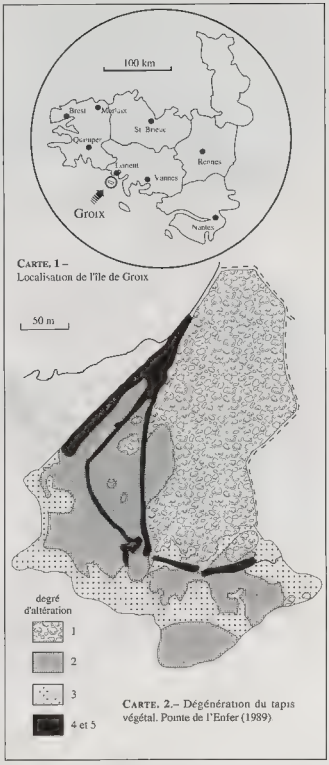


FIG. 1 – Les différentes étapes de dégénération du tapis végétal (BIORET *et al.*, 1988).



CARTE. 1 – Localisation de l'île de Groix

CARTE. 2.– Dégénération du tapis végétal. Pointe de l'Enfer (1989)

ANALYSE DE LA FRÉQUENTATION

Parallèlement, une étude de la fréquentation touristique a eu lieu en août 1989, pendant une période touristique caractéristique de 13 jours, sur les deux sites d'étude (MORINIERE, 1990). Des observations semi-quantitatives effectuées par tranches horaires, assorties d'une localisation cartographique, ont permis de déterminer les différents modes de fréquentation, ainsi que leur répartition spatio-temporelle. Dans le cadre de ce travail, ne seront présentés que les principaux résultats relatifs à la répartition spatiale de la fréquentation.

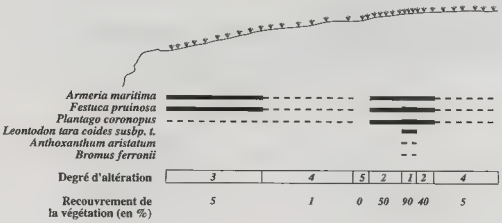
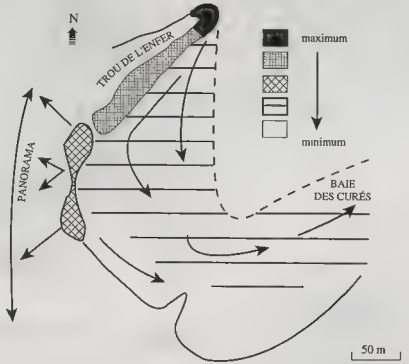


FIG. 2.– Transect botanique, Pointe de l'Enfer S (BIORET, 1988).



CARTE 3.– Répartition des piétons à la Pointe de l'Enfer (MORINIERE, 1990)

PRINCIPAUX RÉSULTATS

DIAGNOSTIC À L'ÉCHELLE D'UN SITE D'ÉTUDE

La cartographie des différentes communautés végétales présentes sur le site de la pointe de l'Enfer a servi de base à une cartographie simplifiée (CARTE 2) où sont représentés les quatre stades d'altération du tapis végétal, ce qui permet de visualiser les superficies occupées par chacun des stades. Il apparaît que les zones les plus dégradées se localisent essentiellement sur une frange située en haut de falaise. Les parties les moins altérées sont situées vers l'intérieur, en retrait de la partie sommitale du plateau. La réalisation de transects botaniques permet de visualiser la répartition des différents stades d'altération le long d'un gradient topographique et d'éloignement par rapport à la mer (FIG. 2). L'organisation de la fréquentation semble suivre des itinéraires régulièrement empruntés ; ils se situent sur le rebord de la falaise, d'où l'on peut avoir une vue panoramique (CARTE 3).

La superposition des deux types de cartographies fait clairement apparaître une corrélation entre les secteurs de plus forte dégradation et les zones de fréquentation maximale. Les effets de lisière à partir des circuits réguliers entraînent un début de dégénération du tapis végétal.

A l'échelle de l'ensemble de la côte sauvage de Groix, les secteurs littoraux les plus accessibles aux véhicules motorisés sont indéniablement les plus dégradés.

CONCLUSION

En complément indispensable de la phase d'analyse de terrain, il importe d'essayer d'intégrer l'ensemble des données dans un schéma d'aménagement, ou de conservation des sites. Dans ce contexte, les documents cartographiques doivent être considérés comme un outil d'aide à la décision, comme des éléments permettant de formuler des propositions concrètes : choix des emplacements des aires de stationnement, limitation du nombre des cheminements et des voies d'accès, canalisation des piétons, mise en défens de zones sensibles en vue d'éviter leur dégradation ou leur banalisation (conservation de la biodiversité), délimitation de zones dégradées en vue de favoriser leur régénération, mise en place de circuits de découverte du milieu…

Dans le contexte actuel de développement d'une politique de protection et de mise en valeur du patrimoine naturel du littoral, il importe de privilégier une approche globale des milieux naturels, en y intégrant l'étude des processus écologiques et celle de la fréquentation humaine, afin que les propositions qui en découlent soient pertinentes et adaptées à chaque site.

BIBLIOGRAPHIE

BIORET F., 1989.– *Contribution à l'étude de la flore et de la végétation de quelques îles et archipels ouest et sud armoricains.* Thèse de Doctorat de l'Université de Nantes, 1 vol., 480 p.

BIORET F., BOUZILLÉ J.-B, GÉHU J.-M. & GODEAU M , 1991.– *Phytosociologie paysagère du système pelouses-landes-fourrés des falaises des îles ouest et sud armoricaines.* Colloques Phytosociologiques, 17 « Symphytosociologie et paysage », Versailles, 1988, 129-142.

BIORET F. & FERRAND J.-P., 1986.– Problèmes de conservation de la nature. *Penn ar Bed*, 122-123 : 148-153.

CORILLION R., 1960.– Sur quelques aspects de la répartition de la flore sur le littoral de Bretagne. *Bull. Soc. Bot. Nord France*, 13 (2) : 37-57.

GÉHU J.-M., 1963.– L'excursion dans le nord et l'ouest de la France de la Société Internationale de Phytosociologie. *Bull. Soc. Bot. Nord France*, 16 (3) : 105-189.

KERAUDREN-AYMONIN M. & AYMONIN G , 1982 paru 1985.– *Un élément de l'érosion côtière : la dégradation accélérée des landes et pelouses climaciques en quelques sites de la presqu'île de Crozon, Finistère.* 107ème Cong. Nat. Soc. Sav., Brest, 1982 : 79-86.

MORINIÈRE, C., 1990.– *Fréquentation touristique à Groix.* U.B.O., 25 p. dact., annexes, cartes et fig., non publ.

Bull. Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 100-103

IMPACT DES AMÉNAGEMENTS GAGNÉS SUR LA MER LE LONG DES CÔTES FRANÇAISES DE LA MÉDITERRANÉE

(RÉGIONS PROVENCE-ALPES-CÔTE D'AZUR ET CORSE)*

A. MEINESZ [1], J.M. ASTIER [1], E. BELLONE [1], J.R. LEFEVRE [1], I. GENOT [1], B. HESSE [1] et P. VITIELLO [2]

[1] *Laboratoire Environnement Marin Littoral, Faculté des Sciences, Université de Nice Sophia Antipolis, Parc Valrose, 06108 Nice cedex 2, France.*
[2] *Laboratoire de Biologie Marine et d'Ecologie du Benthos, Faculté des Sciences de Luminy, Université d'Aix Marseille 2, 13288 Marseille cedex 9, France*

SUMMARY
(original scientific paper)

IMPACT OF SEAFRONT MANAGEMENTS ON BENTHIC LIFE ALONG SOUTHEASTERN FRENCH MEDITERRANEAN COASTS

Numerous waterfront developments built on the sea along the southeastern French Mediterranean coast have resulted in large-scale destruction to the infralittoral zone. A total of 229 development projects, extending over 140 km have been built along the 1698 km shores of the Provence-Alpes-Côte d'Azur and Corsica regions. 36.09 km² have been covered by ports, dikes, land fills and artificial beaches. Because the coast of these regions has a very narrow continental shelf (only 314.72 km² between 0 and -20 m in front of the shores of Provence-Alpes Côte d'Azur), every construction on the sea significantly reduces the area where the benthic life is richest. Today, in front of the rocky shores of Provence-Côte d'Azur (between Menton and Martigues), a total of 15,3 % of the shallow water zone between 0 and -10m and have been irreversibly destroyed, covered by waterfront development. Moreover the body of port waters, totalizing 19.42 km², are polluted and therefore impact on benthic life in surrounding areas.

KEY WORDS Benthic life - Sea front management - Destruction - Pollution - Southeastern French Mediterranean coasts

RÉSUMÉ
(travail original)

De nombreux aménagements gagnés sur la mer le long des côtes méditerranéennes du sud-est de la France ont eu pour conséquence la destruction, sur une large échelle, de la zone infra littorale. Au nombre de 229, ces aménagements occupent un total de 140 km sur les 1698 km de côtes des régions Provence Alpes Côte d'Azur et Corse. Ainsi, 36,09 km² ont été occupés par des ports, des digues, des terrassements et des plages artificielles. Compte-tenu de l'étroitesse du plateau continental (qui représente seulement 314,72 km² entre 0 et -20 m le long des côtes de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur), toute construction gagnée sur la mer réduit significativement la zone où la vie benthique est la plus riche. Aujourd'hui, entre Menton et Martigues, 15,3 % de la zone peu profonde (0 à -10 m) ont été irremédiablement détruits. En outre, les installations portuaires, qui totalisent 19,42 km², induisent une extrême de l'eau, d'où un impact sur la vie benthique des zones voisines.

MOTS CLÉS Vie benthique - Aménagements - Destruction - Pollution - Côtes méditerranéennes françaises sud-est.

INTRODUCTION

La zone des petits fonds convoitée par l'homme, où tous les ouvrages ont été construits, se situe essentiellement entre 0 et -20 m. Cette zone de petits fonds fait partie de l'étage infralittoral où se développe la totalité des espèces de phanérogames marines, toutes les algues photophiles, une grande partie des algues sciaphiles et la majeure partie des organismes animaux benthiques. Par des mesures planimétriques nous avons évalué globalement le principal impact de toutes les constructions réalisées sur la mer. Cette étude est une mise à jour et une synthèse de plusieurs études antérieures réalisées au niveau départemental (Alpes-Maritimes : MEINESZ & LEFEVRE, 1978 ;

* Manuscrit reçu le 5 juillet 1991 ; version révisée acceptée pour publication le 2 septembre 1991. Communication présentée au Colloque conjoint de l'Union des Océanographes de France et de la Société Française d'Écologie (Nantes, 1-4 juillet 1991)

Var : MEINESZ *et al.*, 1981 ; Bouches du Rhône : MEINESZ *et al.*, 1982) ou régional (Provence-Alpes-Côte d'Azur : MEINESZ *et al.*, 1984, 1985, 1991a, 1991 b ; Corse : MEINESZ *et al.*, 1990).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude est basée essentiellement sur des mesures planimétriques et des mesures du linéaire de la côte sur 46 cartes du Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM) à une échelle comprise entre le 1/10 000 et 1/50 000, 61 cartes de l'Institut Géographique National (IGN) à une échelle de 1/ 25 000 et 172 plans d'ouvrages à une échelle comprise entre le 1/500 et le 1/ 5000. Une centaine de photographies aériennes réalisées à différentes époques par divers organismes ont été également utilisées. Une vingtaine de relevés topographiques de petits ouvrages ont du être réalisés. Une bonne connaissance écologique de tout le littoral étudié (des milliers de plongées depuis 1970) nous ont permis de mieux appréhender l'importance relative des divers types d'impact attribués à l'aménagement du littoral.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

SURFACES DES PETITS FONDS ET LINÉAIRE DU LITTORAL

Provence-Alpes-Côte d'Azur.– En considérant l'étendue et les caractéristiques sédimentologiques et biocénotiques des petits fonds des côtes de cette région, on peut distinguer les deux zones suivantes :

• La côte rocheuse de l'est de la région, de Menton à Port de Bouc- Martigues (650 km), qui représente une surface d'étage infralittoral (entre 0 et -20 m) très exiguë (15 169 ha entre 0 et -10 m ; 16 294 ha entre -10 et -20 m soit 31 463 ha entre 0 et -20 m). Sur la plupart des fonds de cette zone, une couverture végétale dense peut s'observer. L'herbier de Posidonies est présent dans la plupart des secteurs.

- La côte sableuse de l'ouest du département des Bouches-du-Rhône, de Port de Bouc (Martigues) à Saintes-Maries (107 km), qui représente une vaste surface de petits fonds constitués par l'accumulation des alluvions du Rhône (15 037 ha entre 0 et -10 m, 19 096 ha entre -10 et -20 m soit 34 133 ha entre 0 et -20 m). Mis à part un herbier de Posidonies de faible surface et très dégradé situé à l'est du Golfe de Fos, cette phanérogame marine est absente dans toute cette zone.

La surface des fonds compris entre 0 et -20 m de la zone sableuse (34 133 ha) est plus importante que celle des petits fonds (0/-20 m) des côtes rocheuses des Alpes-Maritimes (5 327 ha), du Var (20 421 ha) et de l'est des côtes des Bouches-du-Rhône (5 715 ha) réunis, soit au total 31 463 ha. Tous les petits fonds entre 0 et -20 mètres situés devant les côtes des Alpes-Maritimes, du Var et de l'Est des Bouches-du-Rhône rentrent dans un carré de 18 km de côté !

Corse.– Les côtes Ouest et Est de la Corse présentent de grandes différences. D'un côté (Est) nous avons une côte rectiligne (faible linéaire de littoral : 318 km) mais un large plateau continental, de l'autre (Ouest) une côte très découpée (linéaire élevé : 623 km) mais un plateau continental peu étendu. Ces deux caractéristiques font que le cumul des surfaces de petits fonds (entre 0 et -100m) de la côte Est (du Cap Corse à Bonifacio : 165 708 ha) est légèrement supérieur à celui de la côte Ouest (134 513 ha).

La surface de la zone comprise entre 0 et -20 mètres (47 898 hectares) est inférieure à celle trouvée devant le littoral des 757 km de côtes de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (65 605 ha).

IMPACT DES AMÉNAGEMENTS GAGNÉS SUR LA MER

On distingue d'une part l'impact direct sur la surface occupée et d'autre part les impacts secondaires ressentis à l'extérieur de l'ouvrage.

L'impact direct correspond d'une part à la destruction irréversible des zones recouvertes (devenues émergées) par les ouvrages (terre-pleins, digues, quais, etc), et d'autre part à l'appauvrissement également irréversible des zones transformées en plan d'eau portuaire. L'ampleur de cet impact direct s'évalue quantitativement par la surface et le linéaire de littoral occupé, ces données peuvent être comparées avec les surfaces des biotopes similaires existant dans le secteur (taux d'occupation des petits fonds entre 0 et -10m et 0/-20m) ou avec le linéaire intial du littoral (taux d'occupation linéaire).

Provence-Alpes-Côte d'Azur.– L'impact direct des ouvrages gagnés sur la mer est très important sur la côte rocheuse de la région : entre Menton et Port de Bouc (Martigues). Dans cette zone 193 ouvrages d'une surface supérieure à 0,01 ha ont été répertoriés dont 64 ports abris inférieurs à 2 hectares, 71 ports de plaisance ou de commerce supérieurs à 2 hectares, 27 digues ou terre-pleins isolés, 26 plages alvéolaires artificielles, et 3 grands ouvrages particuliers supérieurs à 200 hectares : (aéroport de Nice, ports de Toulon, La Seyne et Marseille). Ils ont globalement détruit ou profondément altéré par recouvrement ou endigage:

• 15,3 % des petits fonds situés entre 0 et -10 m
• 5,1 % des petits fonds situés entre -10 et -20 m
• 10 % des petits fonds situés entre 0 et -20 m

Près des deux tiers de cette destruction (2 019 ha) de l'étage infralittoral incombe aux trois grandes construc-

tions portuaires ou aéroportuaires : Aéroport de Nice (235,42 ha de terre-pleins et 3,75 ha de plan d'eau) ; complexe portuaire de Toulon - La Seyne (731,87 ha de plans d'eau et 221,47 ha de terre-pleins) ; port de Marseille (411,46 ha de terre-pleins et 414,95 ha de plans d'eau).

La surface totale des aménagements de cette région (3 432 ha) comprend d'une part les digues et terre-pleins (1 590 ha) et d'autre part les plans d'eau des ports ou des plages alvéolaires (1 842 ha). Le linéaire du littoral (calculé sur des cartes au 1/25 000) s'élève à 757 km. Les 198 ouvrages inventoriés occupent 122 km soit 16,12 % de ce littoral.

Corse.– Les 36 aménagements répertoriés sur ce littoral ont un impact hétérogène. Si on compare la majeure partie de ces aménagements avec les surfaces de petits fonds situés autour de ces ouvrages on constate que leur taux d'occupation est très faible. Ainsi le taux d'occupation des petits fonds (entre 0 et -10m) reste très modeste pour toute la Corse (0,77 %)

L'impact d'un ouvrage sur la vie marine s'étend également à l'extérieur de la zone aménagée. Ces dégradations « secondaires » sont plus difficiles à évaluer, surtout en l'absence de cartographie précise des biocénoses, avant et après la construction des aménagements.

On distingue les trois impacts suivants :

1- Destruction ou altération plus ou moins irréversibles des biocénoses situées devant chaque ouvrage lors de la construction (envasement sur un rayon plus ou moins grand par les matériaux fins importés par l'hydrodynamisme) ou après la construction (par la modification de l'hydrodynamisme du littoral). Ces modifications peuvent entre autre provoquer soit l'érosion des herbiers de Posidonies, soit leur étouffement ; des perturbations importantes peuvent être notées immédiatement après la construction d'un ouvrage dans l'étage circalittoral périphérique.

2 - Altération du milieu imputable à la pollution portuaire. Chaque port est une source de pollution : les eaux portuaires plus ou moins polluées se dissolvent à l'extérieur et altèrent les petits fonds situés devant les passes d'entrée (fuites ou rejets involontaires d'huiles, d'hydrocarbures, dilution des peintures antisalissures très toxiques pour les organismes marins, pollution de type urbain par l'habitation des embarcations dans le plan d'eau).

3 - L'augmentation du nombre des ports de plaisance provoque des impacts indirects parfois loin des ports. En effet l'augmentation de la capacité d'accueil en bateaux a entraîné une plus grande fréquentation des zones de mouillages périphériques. Or ces mouillages sont peu nombreux, ils accueillent ainsi de plus en plus de plaisanciers qui y séjournent souvent plusieurs jours ; dans ces zones, la seule action physique des systèmes d'ancrage des bateaux peut provoquer des régressions de l'herbier de Posidonies (les fonds, des zones les plus fréquentées l'été, labourés par les ancres et chaînes et couverts de macrodéchets, se dégradent très rapidement).

CONCLUSION

C'est surtout entre Menton et Martigues que la surface des petits fonds, détruite par recouvrement ou endigage du cumul des multiples aménagements gagnés sur la mer depuis plus d'un siècle, est très importante. Elle est plus importante que la surface de petits fonds très altérés par les rejets urbains ou industriels (facteur supérieur à 10 si on tient compte, pour les rejets urbains et industriels, des surfaces de petits fonds où plus de la moitié des peuplements initiaux ont disparu au voisinage des zones des émissaires). Les petits fonds très altérés par les rejets urbains peuvent à long terme (de quelques décennies à plusieurs siècles) retrouver au moins en partie leur aspect initial (après la construction de stations performantes d'épuration des eaux, construction d'émissaires profonds et transplantation de Posidonies). Par contre la destruction des petits fonds par recouvrement ou endigage est une altération irréversible. Il est utopique de penser qu'un jour on détruira un port pour faire pousser des algues, de même il est utopique de penser que l'homme pourra un jour élever des fonds situés entre 20 et 100 mètres pour compenser les surfaces de petits fonds endiguées à terre.

Ainsi dans l'avenir il faudra considérer que chaque aménagement supplémentaire augmentera encore cette dégradation irréversible du milieu. Cette destruction physique des biotopes les plus riches du littoral doit ainsi être considérée avec beaucoup plus d'attention que les autres nuisances (rejets industriels et urbains) s'exerçant sur les mêmes biocénoses. La côte non encore aménagée doit être considérée comme une ressource touristique non renouvelable.

Limiter les constructions sur le domaine maritime

Bien que les pressions touristique et démographique poussent certaines collectivités à multiplier les projets sur le domaine public maritime avec des arguments économiques très établis, il est de la responsabilité de toutes les collectivités communales, départementales et régionales de définir quelles seront à long terme les limites à ne pas dépasser. La Loi « littoral » et ses décrets ou circulaires d'application, le classement de certaines zones marines littorales dans les Z.N I.E.F.F. (Zones Naturelles d'Interêt Ecologique, Faunistique ou Floristique), n'ont pas, jusqu'à présent, permis de mettre à l'abri une zone marine littorale de toute construction. Seul l'arrêté du 19 Juillet 1988 relatif aux espèces végétales marines protégées qui protège les deux phanérogames marines les plus communes des côtes françaises de la Méditerranée (*Posidonia oceanica* et

Cymodocea nodosa) semble représenter actuellement une contrainte sérieuse à de nombreux projets actuels.

Lors de l'examen d'un projet d'aménagement, et compte tenu du constat présenté par cette étude, il n'est plus suffisant de considérer uniquement l'impact local de l'ouvrage car sa réalisation augmentera les taux d'occupation des petits fonds et du linéaire de toute une région.

Pour l'extension de la plaisance il ne reste que des solutions alternatives comme la réalisation de ports secs (Martigues, Pointe rouge : Marseille, Cannes-Mandelieu), d'ouvrages portuaires creusés sur terre (Port Grimaud, Port Fréjus) et, pourquoi pas dans un avenir plus éloigné des ports offshore établis sur des fonds supérieurs à 50 m. Au pire il convient de préconiser des aménagements internes dans les ouvrages déjà existant avec des extensions les moins dommageables possibles, plutôt que d'établir une nouvelle implantation qui à terme peut augmenter en taille.

Limiter la pollution des eaux littorales provenant des plans d'eaux portuaires

Compte tenu de l'effort sans précédent accompli par toutes les collectivités littorales en matière d'assainissement du littoral (avec le Plan d'Assainissement du Littoral - PAL- en région PACA), la pollution provenant des plans d'eaux portuaires risque à court terme de devenir une des principales sources de la pollution des eaux littorales. Ainsi il convient de mettre en place des mesures draconiennes de salubrité des plans d'eaux portuaires suivantes:

• aspirations des eaux de surface polluées par les huiles et hydrocarbures.

• mesures sanitaires pour limiter les pollutions de type urbain (limiter l'habitation au port des bateaux, nettoyage fréquents des macrodéchets se déposant sur le fond des ports).

• préconiser au niveau national ou international la mise au point de peintures antisalissures biodégradables.

Imposer des mesures d'accompagnement

Il n'existe pas de solution véritablement compensatoire à la construction d'un ouvrage sur la mer : la destruction de l'espace de petits fonds est irréversible. On peut toutefois encourager les mesures d'accompagnement qui sont au nombre de trois :

1 - Création d'une réserve intégrale au voisinage de l'ouvrage.

2 - Enrichissement d'une zone (en réserve ou non) par des récifs artificiels appropriés.

3 - Transplantation de phanérogames marines (surtout *Posidonia oceanica*) dont la biologie de reproduction montre qu'elles ne sont plus capables d'elles mêmes de reconquérir les espaces perdus par certaines destructions (envasement à l'extérieur des ports par les travaux de construction, au voisinage d'émissaire après réalisation de station d'épuration ou construction d'émissaires profonds).

Ces mesures d'accompagnement devraient être prises en charge par les gestionnaires des ouvrages gagnés sur la mer par le passé et devraient être incluses dans tout nouveau projet sans qu'elles ne puissent servir d'alibi ou de caution au projet.

BIBLIOGRAPHIE

MEINESZ A., ASTIER J.M., BODOY A., CRISTIANI G & LEFEVRE J.R., 1982.– Impact de l'aménagement du domaine maritime sur l'étage infralittoral des Bouches-du-Rhône (France-Méditerranée occidentale). *Vie et milieu*, 32 (2) : 115-124

MEINESZ A., ASTIER J.M., & LEFEVRE J.R., 1981.– Impact de l'aménagement du domaine maritime sur l'étage infralittoral du Var, France (Méditerranée occidentale). *Ann inst Océanogr Paris*, 57 (2) : 65-77.

MEINESZ A., BOUDOURESQUE C.F., JEUDY DE GRISSAC A., LAMARE J.P., LEFEVRE J.R. & MANCHE A., 1985.– Planning, management and protection of Provence-Alpes-Côte d'Azur coastal areas : present state and prospects. *Coll. fr-japon Océanogr., Marseille*, 1 : 133-142.

MEINESZ A , BELLONE E., ASTIER J.M., LEFEVRE J.R. & VITIELLO P.,1991b.– *Impact des aménagements construits sur le domaine maritime de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur*. Rapport pour DRAE-PACA et Conseil Régional PACA, Ed. . Lab Environnement marin littoral, Univ. Nice, 38 p.

MEINESZ A., GENOT I. & HESSE B , 1990.– *Données quantitatives sur les biocénoses littorales marines de la Corse et impact de l'aménagement du littoral*. Rapport pour DRAE CORSE, Ed. Lab Environnement marin littoral, Univ. Nice, 22p.

MEINESZ A. & LEFEVRE J.R., 1978.– Destruction de l'étage infralittoral des Alpes-Maritimes (France) et de Monaco par les restructurations du rivage. *Bull. Ecol.*, 9 (3) . 259-276

MEINESZ A , LEFEVRE J.R & ASTIER J.M , 1984.– *Inventaire, surfaces et linéaires des aménagements sur le domaine maritime de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur et leurs impacts sur l'étage infralittoral situé entre 0 et -20 m.* Rapport pour DRAE PACA, Ed. : Lab Biologie et Ecologie marines, Univ. Nice., Nice, Fr. : 23 p , 5 cartes et 19 tableaux.

MEINESZ A., LEFEVRE J.R. & ASTIER J.M. 1991a.– Impact of coastal development on the infralittoral zone along the southeastern Mediterranean shore of continental France. *Mar. Pollut. Bull.*, 23 : 343-347.

Bull. Ecol, t. 24 (2-3-4) 1993 : 104-107

INSTABILITÉ DU TRAIT DE CÔTE ET RECHERCHE DES CONDITIONS D'ÉQUILIBRE : LE CAS DE LA FLÈCHE DE LA GRACIEUSE (BOUCHES-DU-RHÔNE)*

D. MOULIS, P. BARBEL et M. RADULESCU

IARE CEPREL, Parc scientifique Agropolis - 34397 Montpellier cedex 05 (France)

SUMMARY
(original scientific paper)

COAST INSTABILITY AND RESEARCH FOR EQUILIBRIUM : THE EXPERIMENTAL MANAGEMENT OF THE « LA GRACIEUSE » SANDY SPIT (DELTA OF THE RHONE RIVER).
Located at the mouth of the Rhône river, the sandy spit of « La Gracieuse » is a recent littoral form developed by the coalescence of former sedimentary banks (« theys ») and the wave erosion of a submerged sandy promontory.
Its morphological evolution has been continuous on and in certain places the shore receded over several hundreds of meters in less than half a century. The regression and the vulnerability of this sandy spit are most preoccupying, as it forms a natural dyke for the harbour and shell-fish breeding installations in the gulf of Fos.
A diagnosis study, carried out in 1988, showed that a considerable part of erosion of the sandy spit was related to the absence of any obstacle to the sea waters flooding it during storms. An experimental structure consisting of light wooden fences (« ganivelles ») was set up the same year on the upper part of the beach to rebuild the sand dune head line. Consequently, the upper beach has been fed up in a natural way by the sand coming from the sea and after two years the erosion process seems to have considerably slowed down.
From now on, the generalization of this type of works is already envisaged for the whole length of this sandy spit and a guideline scheme aimed to restore the beach has been elaborated.

KEY WORDS : Sandsy spit - Dune - Regression - Experimental management - Delta of the Rhône river - France.

RÉSUMÉ
(Travail original)

Située à l'embouchure du Rhône, la flèche de la Gracieuse est une structure littorale récente formée par coalescence d'îlots limono-sableux. En constante évolution, la flèche a montré un recul de la ligne de côte de plusieurs centaines de mètres par endroits, en moins de 50 ans. Cette instabilité est préoccupante, car la flèche forme une digue naturelle protegeant les installations portuaires et conchylicoles du golfe de Fos.
Un diagnostic établi en 1988 a mis en évidence le fait que l'érosion est largement due à l'absence d'obstacle pouvant s'opposer aux effets destructeurs des tempêtes. Un aménagement expérimental avec des barrières semi-perméables en bois (granivelles) a été testé. L'analyse des résultats montre les effets positifs de cet aménagement, qui pourrait être généralisé.

MOTS CLÉS : Flèche sableuse - Dune - Erosion - Aménagement expérimental - Delta du Rhône - France.

INTRODUCTION

La flèche de la Gracieuse est située à proximité immédiate de l'embouchure du Rhône et ferme le golfe de Fos-sur-mer sur une longueur de 5 kilomètres. Elle correspond à un type morphologique peu courant sur nos côtes et résulte de la coalescence récente d'îlots limono-sableux (appelés localement « theys ») qui correspondent au dépôt de sédiments charriés par le Rhône.

La morphologie actuelle du promontoire oriental du grand Rhône résulte de la succession de plusieurs phases de construction et de remaniement de sédiments sableux au cours des deux derniers siècles : ces phases correspondent aux variations (naturelles ou artificielles) de positions du cours et de l'embouchure de ce fleuve qui sont intervenues depuis le XVIII[ème] siècle.

La flèche de la Gracieuse ne s'est formée qu'au début du XX[ème] siècle par suite du déplacement du débouché du Rhône vers l'ouest (grau de Roustan) réalisé artificiellement afin d'éviter l'ensablement du golfe de Fos. Elle a ensuite évolué par accrétion de son extrémité.

Si, jusqu'au début des années 60, l'érosion de l'ancien lobe deltaïque est largement compensée par les apports rho-

* Manuscrit reçu le 13 mai 1992 ; version révisée acceptée pour publication le19 novembre 1992. Communication présentée au Colloque conjoint de l'Union des Océanographes de France et de la Société Française d'Écologie (Nantes, 1-4 juillet 1991).

daniens, on note à partir de cette date un ralentissement de la progression de la flèche vers le nord-est et un accroissement du recul de l'ensemble de la flèche vers le nord-ouest.

Ainsi l'équilibre, très précaire, de ce milieu préoccupe rapidement les responsables du Port Autonome de Marseille qui en assurent la gestion : cette flèche sableuse constitue en effet à la fois une digue naturelle qui protège les installations conchylicoles et industrialo-portuaires situées dans le golfe de Fos, et un espace biologique et paysager de grande valeur.

Depuis 1988, un ensemble d'opérations est mené dans le but de renforcer la défense de ce milieu contre les agressions naturelles (érosion marine) et anthropiques (dégradations dues à la surfréquentation estivale). L'originalité de ces opérations tient à l'utilisation de techniques dites « douces » mettant en oeuvre des ouvrages légers en bois, appelés ganivelles. Sur la base d'une étude-diagnostic détaillée qui a permis de préciser certaines causes de l'érosion de la flèche, un ouvrage expérimental a été mis en place sur une longueur de 250 mètres. Dès la réalisation de cet ouvrage, un protocole de suivi a été mis en place afin d'en observer l'évolution (ensablement, végétation).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

RAPPELS SUR LA DYNAMIQUE DU MILIEU

Le modelé de la flèche de la Gracieuse est caractérisé par une succession de bandes sableuses nues à une cote moyenne de 0,3 m NGF, entrecoupées de quelques secteurs dunaires dont la hauteur ne dépasse pas 3 mètres. Ces dunes se sont le plus souvent développées à partir des îlots sablo-limoneux initiaux (theys) et la pente de leur flanc sud-est avoisine 45°.

La flèche est constamment modelée sous l'effet de différents facteurs : les vents, les courants et les houles qui leur sont associées, mais aussi des actions humaines.

Les vents dominants, particulièrement violents sur le secteur, soufflent près de 300 jours par an : le mistral (vent de direction nord-ouest) et le marin (vent de direction sud-est) ont la particularité d'être perpendiculaires à l'axe longitudinal de la flèche. Compte tenu de l'absence d'obstacle ils contribuent notablement à l'érosion des massifs dunaires car les sables ainsi arrachés aux dunes ne peuvent être repris par les vents de secteur opposé en raison de la faible largeur de la flèche : des brèches dans le cordon dunaire se forment ainsi peu à peu.

La houle et les courants de dérive littorale qu'elle induit sont cependant les agents principaux qui modèlent le milieu.

Le courant de dérive littorale, dont la résultante est de direction nord-est, a une vitesse très élevée qui peut être évaluée à 1m/seconde lors des tempêtes : le transfert de sédiments correspondant est de l'ordre de 150 000 m³ par an. Il s'ensuit une tendance à l'accrétion de l'extrémité de la flèche.

L'action des houles de sud-est (perpendiculaires à l'axe de la flèche), qui sont les plus violentes, a pour effet majeur de créer un transit transversal de sédiments par dessus la flèche. Ce transfert est d'autant plus efficace qu'aucun obstacle ne s'y oppose et une quantité importante de sable, prélevée notamment sur la bordure sud-est de la flèche, vient se déposer à l'intérieur de la baie de Carteau.

De l'action de ces différents facteurs résultent à la fois un allongement de la flèche vers le nord-est et un recul généralisé de la ligne de rivage.

Enfin, la forte fréquentation touristique estivale (camping et caravaning sauvages) contribue de manière non négligeable à accélérer le processus de déstabilisation des systèmes dunaires et par là-même le recul du trait de côte.

CHOIX DE RÉPONSES TECHNIQUES ADAPTÉES AUX MODES ÉROSIFS

Si le problème de la progression de la flèche vers le nord-est (avec à terme un risque de fermeture du chenal d'accès aux installations portuaires de Fos) a été en partie résolu par l'immersion de barges-épis (SOGREAH 1988), le recul généralisé de la flèche n'en demeure pas moins préoccupant : en certains points la ligne de rivage a reculé de plusieurs centaines de mètres depuis 1950 et, en même temps, la largeur de la flèche a été réduite de moitié.

Afin de s'opposer à l'action érosive des houles par transfert transversal de matériaux, et ainsi de limiter le recul du trait de côte, il a été proposé en 1988 de fermer le fond de plage à l'aide d'un ouvrage semi-perméable : en interdisant aux sables de franchir la flèche et en les piégeant en fond de plage, cet ouvrage doit permettre le renforcement de la flèche par exhaussement général de la partie émergée.

Sur la base de ce principe et en tenant compte des particularités du milieu, un ouvrage expérimental est mis en place dans une brèche de 250 mètres de largeur. Ses caractéristiques générales sont les suivantes : bourrelet sableux profilé de 3 mètres de hauteur, installation sur ce bourrelet de 8 lignes parallèles de ganivelles (barrières semi perméables en lattes de châtaignier).

Le suivi du comportement de cet ouvrage doit permettre d'évaluer la faisabilité d'une généralisation de ce type de technique sur l'ensemble de la flèche.

PRINCIPES ET MISE EN PLACE DU PROTOCOLE DE SUIVI

Le suivi de cet ouvrage expérimental a pour but d'étudier l'évolution quantitative et qualitative de son ensablement et de sa végétalisation. Le protocole mis en place comporte plusieurs points :

• réalisation de profils topométriques répétés sur trois axes distincts ;

• réalisation de prises de vues photographiques répétées à partir de points fixes ;

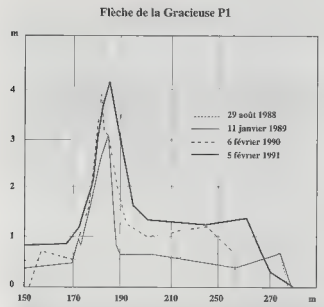
• suivi de l'évolution du couvert végétal.

Les profils topométriques sont réalisés à l'aide d'un niveau topométrique classique et à partir de repères fixes. Ils concernent la largeur totale de la flèche, du trait de côte au nord jusqu'aux fonds de -1 mètre au sud. Depuis 1988, 8 profils ont été réalisés sur l'axe central (P1) et 5 sur les deux autres axes (P2 et P3).

La réalisation de prises de vues photographiques à intervalles réguliers (3 à 4 mois au maximum) et à partir de points fixes permet de visualiser l'évolution du cordon dunaire et de faciliter l'analyse des données quantifiées.

Le suivi de l'évolution du couvert végétal est réalisé sur quatre séries de sept casiers matérialisés par les lignes de ganivelles. Il consiste en un comptage des espèces en place et a pour but d'évaluer le potentiel de colonisation par la végétation naturelle. Le détail des résultats concernant ce suivi ne pourront être exposés dans le cadre de cette communication.

Flèche de la Gracieuse P1



RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'étude comparative des séries de profils topométriques nous apporte de nombreux enseignements sur plusieurs paramètres :

• évolution du volume de sable correspondant à la dune ;

• évolution de la hauteur de la dune ;

• évolution du volume de sable de la plage ;

• largeur de la plage.

Une première analyse nous montre que les trois séries de profils (P1, P2 et P3) ont évolué de manière similaire. L'analyse qui suit s'appuie donc sur la seule interprétation de la série P1 située au centre du bourrelet sableux mis en place dans la brèche.

Nous représentons, ci-dessous, les profils correspondant à 3 périodes comparables.

Une première analyse visuelle de ces graphiques apporte les informations suivantes :

• la dune initiale (trait plein) - qui correspond en fait au bourrelet sableux profilé artificiellement - s'est exhaussée de manière significative (1 mètre) et sa base s'est considérablement élargie en deux années ;

• parallèlement, l'ensemble de la plage émergée s'est considérablement exhaussée ;

• la largeur de plage apparaît stabilisée malgré un recul de près de 20 mètres entre le premier et le second profil.

Des calculs, effectués sur la totalité des profils de la série P1, permettent de quantifier ces différents éléments. Le tableau ci-dessous rassemble ces informations :

L'analyse globale de ces données fait nettement apparaître un engraissement de la dune et de la plage : l'accroissement volumique (calculé par mètre linéaire) est

DATE	Largeur d'une plage (m)	Largeur base dune (m)	Hauteur dune (m)	Niveau plage (m)	Volume sable (m^3/ml)	Volume sable plage (m^3/ml)
29/08/1988	–	0	0	0,65	0	26,1
11/01/1989	**90**	**20**	**3,1**	**0,57**	**22,6**	**32,7**
14/06/1989	72,6	23,7	3,5	0,75	36,2	34,4
06/02/1990	**65,2**	**28,9**	**3,9**	**1,08**	**37,3**	**39,3**
03/05/1990	83,2	26,3	3,5	0,62	38,9	33
13/09/1990	87,9	22,1	3,5	0,64	37,1	34,8
05/02/1991	**92,6**	**32,6**	**4,2**	**1,3**	**53,6**	**63,9**
05/04/1991	78,4	26,3	3,9	1	42,2	42,1

constant et respectivement de 86 % et 61 %. Les données, concernant la largeur de l'ensemble du système littoral, font apparaître d'importantes variations (30 %) sans cependant indiquer de tendance régressive : ce milieu est par ailleurs caractérisé par d'appréciables variations cycliques de la position du trait de côte.

Si l'on se réfère aux relevés les plus comparables (saison hivernale), indiqués en caractères gras sur ce tableau, exhaussement et engraissement de la dune et de la plage apparaissent encore plus nettement :

• les accroissements en hauteur, largeur et volume de la dune sont respectivement de 35, 63 et 137 %. Les lignes de ganivelles ont ainsi permis de piéger le sable apporté par les houles les plus fortes et les vents de mer après engraissement de la plage ;

• parallèlement, la plage, qui a conservé une largeur constante, a vu accroître sa hauteur et son volume respectivement de 128 et 95 %.

Ces valeurs qui, rappelons-le, se rapportent à seulement deux années de suivi montrent l'important potentiel de régénération de ce système littoral doté d'un cordon dunaire. Mais il faut noter qu'aucun coup de mer exceptionnel n'a été observé durant la période d'étude.

Le suivi photographique, réalisé parallèlement, permet de visualiser ces évolutions et fait apparaître le caractère spectaculaire de certaines d'entre elles.: en particulier, le remplissage, en moins de 6 mois, des premières rangées de ganivelles (hauteur : 1,2 m).

La reconquête végétale du milieu reste cependant limitée à certains secteurs de faible superficie où apparaissent essentiellement des espèces annuelles (*Cakile maritima*) et quelques espèces pérennes (*Agropyrum junceum* et *Ammophila arenaria*).

CONCLUSIONS

Deux ans et demi après sa mise en place, cet ouvrage expérimental de fermeture d'une brèche sur la flèche de la Gracieuse donne d'excellents résultats. Le bourrelet sableux équipé de ganivelles a pleinement joué son rôle : en piégeant le sable apporté par les coups de mer d'intensité moyenne, il a permis la constitution d'un cordon dunaire au profil équilibré et l'accumulation d'un volume de sable important sur toute le largeur de la plage. A partir d'un apport initial de 22,6 m³/ml, c'est au total plus de 60 m³/ml de sable qui se sont accumulés sur la plage et la dune, doublant ainsi le volume initialement en place. Le linéaire équipé apparaît désormais bien « armé » pour répondre aux attaques frontales des fortes houles de sud-est. Une opération expérimentale de revégétalisation vient par ailleurs d'être mise en place pour pallier les insuffisances de la colonisation végétale naturelle

A la suite de cette expérimentation et à la demande du Port Autonome de Marseille, le CEPREL a réalisé un Schéma Directeur d'Aménagement de l'ensemble de la flèche.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

VERNIER E. 1976.– Edification et évolution de la flèche de la Gracieuse. Bulletin du BRGM

SOGREAH. 1988.– Protection de la partie terrestre de la flèche de la Gracieuse - 51085.

CEPREL. 1988.– Evolution actuelle de la flèche de la Gracieuse Etude diagnostic

CEPREL. 1989.– Flèche de la Gracieuse. Bilan de la première année de l'ouvrage expérimental

CEPREL. 1989.– Flèche de la Gracieuse. Schéma Directeur pour l'aménagement et la gestion

LONGE J.P. 1980 – Réhabilitation de la flèche de la Gracieuse. Colloque Eurocoast, 719-723.

Addendum à l'article de Laurent DELHAYE et Jean-François PONGE « *Étude des peuplements lombriciens et des caractères morphologiques des humus dans la réserve biologique de la Tillaie (Forêt domaniale de Fontainebleau, Ile-de-France)* » (*Bull. d'Écol.*, 24 1993, 1). Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale - 4, avenue du Petit-Château, F-91800 Brunoy.

Une phrase de la discussion de notre article a provoqué une réaction de la part de Mr le Pr Georges LEMÉE, réaction qui ouvre une discussion importante sur la dynamique des écosystèmes du massif de Fontainebleau.

La phrase concernée est la suivante (second paragraphe de la discussion, page 49) : « *L'absence de régénération au niveau des clairières à fougère aigle présentes sur grès bloque le cycle sylvogénétique et la reconstitution de la forêt après chablis. La comparaison des clairières actuelles avec la carte établie il y a 25 ans (BOUCHON et al., 1973) montre qu'elles sont en train de s'élargir. Il existe donc, dans cette zone, un risque de passage à un autre écosystème que la forêt.* »

Peu de temps après la parution de l'article, le Pr Georges LEMÉE nous a fait la remarque suivante : *«...quant à la grande ptéridiuie sur la table de grès je l'ai vue (ainsi que FAILLE) se rétrécir par extension latérale des hêtres en boule, avec mesures de surface pour une des ouvertures constituantes. Par ailleurs le hêtre (non le chêne) peut s'établir sous les frondes si elles ne sont pas trop denses, ce qui semble être le cas pour les peuplements sur grès* ».

Etant retourné sur le terrain pour préciser nos observations, j'ai pu constater qu'effectivement un processus lent de régression de la fougeraie était en place, au profit du hêtre certes mais pas de la hêtraie en tant qu'écosystème climacique. La confusion a résulté de ce que nous n'avons pris en compte que l'état des couronnes des arbres adultes dessinées par BOUCHON *et al.* (1973), ces arbres étant maintenant soit morts soit sénescents, avec donc des couronnes disparues ou réduites. Il est vrai que de jeunes hêtres, dont le port en boule indique qu'ils sont en croissance libre, se sont installés en périphérie de ces clairières, et contribuent à faire régresser les plages occupées par *Pteridium aquilinum*. Il semble que le port des arbres ait changé par rapport aux arbres préexistants, peut-être en raison de l'absence de concurrence des individus entre eux, mais aussi à cause d'un déficit de croissance très net L'amenuisement du sol sur ces tables de grès affleurantes pourrait être une cause de cette mauvaise croissance en hauteur. Il s'agit d'une hêtraie semi-arbustive, qui a peut-être remplacé la chênaie préexistante à la faveur du développement de la fougère aigle, qui l'accompagne partout sur les grès. L'aspect des arbres rappelle ce que l'on observe dans les régions montagneuses, périméditerranéennes ou circum-boréales, c'est-à-dire en limite de l'aire d'extension naturelle du hêtre. D'ailleurs le Pr Georges LEMÉE ajoute par ailleurs dans sa lettre «*...dans mes travaux sur les écosystèmes de la Tillaie j'ai retiré la portion sur grès, considérant qu'il s'agissait d'un autre écosystème, sans doute ancien bien qu'évoluant lentement, et vos observations [sur les humus, NDLR] confirment mon opinion* ». La question est donc posée, à savoir quel autre type d'écosystème est en train de s'installer (ou s'est installé) sur ces grès. Peut-on parler de forêt claire, de lande boisée ou d'intrication entre la forêt et la lande comme cela a pu être observé dans les pessières de montagne (BERNIER & PONGE, 1993) ? Rappelons que l'objet principal de notre article était de décrire l'hétérogénéité des humus et des peuplements de vers de terre pouvant régner au sein du ou des écosystèmes constituant l'écocomplexe de la Tillaie (LEMÉE, 1990). La discussion soulevée par le devenir des clairières à fougère aigle pose le problème du déterminisme de cette hétérogénéité et de la part respective des mécanismes biologiques internes et des facteurs externes au système considéré. Les humus observés en ptéridiaie pure ne sont pas fondamentalement différents de ceux présents sous hêtre ou sous chêne (avec toujours une présence de la fougère aigle mais beaucoup plus réduite) pourvu que l'on soit sur les grès. Il s'agit d'humus de forme moder, a priori préjudiciables à l'installation du hêtre. Que la fougère aigle soit ou non responsable de l'apparition de cette rupture dans les mécanismes assurant le cycle forestier, qu'il s'agisse d'un phénomène récemment apparu ou installé depuis longtemps ne change fondamentalement pas les résultats obtenus. Il existe bel et bien trois types d'écosystèmes à la Tillaie, chacun correspondant à une particularité géomorphologique et possédant son type d'humus particulier. A l'égard de la végétation et des humus, la butte de la Tillaie (podzol central), avec son moder mulleux et ses capacités certaines de régénération du hêtre (bien que la croissance de cette essence y soit moins bonne), présente plus d'affinités avec le plateau de sables sur calcaire, où l'humus est un mull acide, qu'avec la zone sur grès recouverte par un moder pratiquement dépourvu de vers de terre.

BIBLIOGRAPHIE

BERNIER, N. & PONGE, J.-F., 1993.– Dynamique et stabilité des humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude. *Comptes-rendus des Séances Hebdomadaires de l'Academie des Sciences de Paris, Sciences de la Vie*, 316 (sous presse).

BOUCHON, J., FAILLE, A., LEMEE, G , ROBIN, A.M. & SCHMITT A., 1973.– *Cartes et notices des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie*. Université d'Orsay, 12 pp.

LEMEE, G., 1990.– Les réserves biologiques de la Tillaie et du Gros-Fouteau en forêt de Fontainebleau, écocomplexes climaciques. *Bulletin de la Société Botanique de France, Lettres Botaniques, 137 : 47-62.*

Bull. Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 109-149

LIZARD POPULATION ECOLOGY : A LONG TERM COMMUNITY STUDY*

Orlando CUELLAR

Department of Biology, University of Utah, Salt Lake City, Utah 84112

SUMMARY
(original scientific paper)

Five species of lizards totaling 2030 individuals were marked and released in western Utah for eleven consecutive years during June from 1976-1986. Maximum survivorship was seven years in C. tigris, *eight in* S. occidentalis, *six in* S. graciosus, *and four in* U. stansburiana. *Age to maturity was one year in* U. stansburiana *and two in the others. In the first three species, each yearly population included three cohorts : yearlings, new adults and old adults. The average yearly composition of cohorts for all years for* C. tigris *was 53 % yearlings, 27 % new adults, and 39 % old adults, for* S. occidentalis *42 %, 22 %, 36 % and for* S. graciosus *45 %, 16 %, 39 %.* U. stansburiana *only has two cohorts, old adults (23 %) and new adults (77 %). In all species, the old adults survived significantly better than the other cohorts. In* S. graciosus *the yearlings survived significantly better than the new adults, but in* C. tigris *the new adults survived significantly better than the yearlings. The number of old adults of* C. tigris *in each yearly population remained relatively constant from year to year but fluctuated in the others as population size increased or decreased. In* C. tigris, *the adult population consisted mostly of old and new adults in* U. stansburiana *mostly of yearlings, and in both* Sceloporus, *about equally of old adults and yearlings. Each species displayed a distinctive yearly distribution of size classes, consisting of adults in* U. stansburiana, *and of yearlings and adults in the others. The yearlings of* S. graciosus *entirely overlapped the size range of adult* U. stansburiana. *Those of* C. tigris *and* S. occidentalis *overlapped each other, and partly the yearlings and adults of* S. graciosus. *In* U. stansburiana *the oldest survivors grow larger every year whereas in* S. graciosus *they tend to remain medium sized, due to elimination of the smallest and largest individuals. Among males, the smallest are eliminated during the first two years, whereas among females, the largest are eliminated after age three. The majority of yearlings in both* Sceloporus *stop growing after the second third year, whereas in* C. tigris *they stop growing after age four. Most* U. stansburiana *grow continuously throughout life. In all species life expectancy increased from the second to the third year, and the highest mortality occurred in the first year. Only 20 % survived to age two in* C. tigris, *38 % in* S. occidentalis *and 37 % in* S. graciosus. *All yearling survivors were significantly larger and tended to be heavier than non survivors. The tails of* S. graciosus *averaged 1.43 longer than the body, and stopped growing after the second year. The frequency of tail breaks was greater among non-surviving yearlings than among survivors, and greater among males. Most of the breaks occurred towards the tail base. The ratio of males to females was essentially equal in* S. occidentalis. *In* S. graciosus, *males outnumbered females significantly in two years, whereas in* U. stansburiana, *females outnumbered males in three years. Males tended to be more abundant in* C. tigris. *In all species females tended to live longer than males. The percent each age class comprised of the total for ages one through six, was as follows :* C. tigris *43, 23, 18, 12, 7, 3;* S. occidentalis *41, 32, 14, 7, 3, 1, and* S. graciosus *47, 27, 13, 6, 3, 1. The total biomass of all species in the plot averaged 5*68g/ha/yr *but fluctuated from a high of 750 g/ha to a low of 397 g/ha.* C. tigris *averaged the highest biomass (236 g/ha), followed by* S. occidentalis *(116 g/ha),* S. graciosus *(128 g/ha), and* U. stansburiana *(64 g/ha). In all species the body temperature was significantly higher than the substrate during the early morning. Body temperatures remained constant throughout the day, averaging 37.7° in* C. tigris, *33° in* S. occidentalis, *and 34° in both* S. graciosus *and* U. stansburiana. *In both species of* Sceloporus, *the two year age class contributed about one half of the clutches. In* C. tigris, *the two and three year age classes and the fourth and fifth combined contributed about one third each. The population density of all species varied in response to drought, temperature extremes, and competition. The maximum density fluctuations were as follows :* C. tigris *268 % from 59 to 22 individuals,* S. occidentalis *301 % from 46 to 15,* S. graciosus *216 % from 82 to 38, and* U. stansburiana *270 % from 100 to 37.*

KEY WORDS : Reptiles - Lizards - Ecology - Life history - Natural history - Demography - Population ecology - Community ecology - Life Expectancy - Growth - Home range - Diel activity - Body temperature.

RÉSUMÉ
(travail original)

Pendant onze années consécutives, de 1976 à 1986, au mois de juin, 2030 lézards appartenant à cinq espèces furent marqués et relachés dans un site de l'Utah occidental. La survie maximale observée fut de 7 ans chez *Cnemidophorus tigris*, de 8 ans chez *Sceloporus occidentalis*, de 6 ans chez *Sceloporus graciosus* et de 4 ans chez *Uta stansburiana*. L'âge de la maturité sexuelle était de un an chez *U. stansburiana*, de deux ans chez les autres. Chez les trois premières espèces, les populations comprenaient chaque année trois cohortes : les juvéniles, les nouveaux adultes et les adultes âgés. La composition moyenne des populations, pour l'ensemble des années d'étude, était chez *C. tigris* , 53 % de juveniles, 27% de nouveaux adultes, 39 % d'adultes âgés , chez *S. occidentalis* 42 %, 22 % et 36 % respectivement ; chez

* Manuscrit reçu le 2 mars 1993 ; version révisée acceptée pour publication le 23 juin 1993

S. graciosus : 45 %, 16 % et 39 % respectivement La population de *U. stansburiana* ne comprenait que deux cohortes, les adultes âgés et les nouveaux adultes, dans les proportions de 23 % et 77 % en moyenne. Chez toutes les espèces, la survie des adultes âgés était significativement plus élevée que celle des individus des autres cohortes. Chez *S. graciosus*, les juvéniles avaient une plus grande probabilité de survie que les nouveaux adultes, tandis que *C. tigris* présentait la situation inverse.

L'étude des tailles a montré que celles des juvéniles de *S. graciosus* chevauchait entièrement celles des adultes de *U stansburiana* Les gammes de taille des juvéniles de *C. tigris* et *S. occidentalis* étaient équivalentes, et recouvraient en partie celle des juvéniles et des adultes de *S graciosus* Pour la majorité des juvéniles des deux *Sceloporus*, la croissance s'arrêtait seulement après la quatrième année chez *C tigris*. En revanche, la plupart des *U stansburiana* continuaient de croître toute leur vie, les survivants les plus âgés grandissant effectivement chaque année. Chez *S. graciosus*, les survivants les plus âgés tendaient au contraire à rester de taille moyenne, du fait de l'élimination des individus les plus petits et les plus grands parmi les mâles, les plus petits étaient éliminés au cours des deux premières années, tandis que, parmi les femelles, les plus grandes étaient éliminées après la troisième année

Chez toutes les espèces, l'espérance de vie augmentait de la seconde à la troisième année, la mortalité la plus élevée ayant lieu au cours de la première année. Seulement 20 % des individus atteignaient l'âge de 2 ans chez *C tigris*, 28 % chez *S occidentalis* et 37 % chez *S. graciosus* Tous les juvéniles survivants étaient significativement plus grands que les non-survivants, avec un poids tendant à être plus élevé.

Chez *S graciosus*, la queue était en moyenne plus longue que le corps (x 1,43) , sa croissance s'arrêtait après la seconde année. La fréquence de cassure de la queue – en général près de la base était plus élevée chez les juvéniles ne survivant pas que chez les autres, et plus grande chez les mâles

Les mâles et les femelles étaient pratiquement toujours en nombre égal chez *S occidentalis* Chez *S. graciosus*, les mâles furent significativement plus nombreux deux années, tandis que chez *U stansburiana*, ce fut le cas pour les femelles par trois fois Chez *C tigris*, les mâles tendaient à être plus abondants que les femelles Chez toutes les espèces, les femelles ont montré une tendance à vivre plus longtemps que les mâles.

Les pourcentages moyens des classes d'âge, de 1 à 6 ans, ont été chez *C tigris*, 43, 23, 18, 7 et 5 % , chez *S occidentalis*, 43, 32, 14, 7, 3 et 1 % ; chez *S. graciosus*, 47, 27, 13, 6, 3 et 1%.

La biomasse totale de l'ensemble des espèces, dans la zone étudiée, a été en moyenne de 596 g/ha/an, avec des valeurs extrêmes de 750 g/ha et de 397 g/ha. En moyenne, *C tigris* représentait la plus forte biomasse (236 g/ha), suivi par *S occidentalis* (136 g/ha), *S graciosus* (128 g/ha) et *U. stansburiana* (64 g/ha).

Chez les deux espèces de *Sceloporus*, les individus de deux ans contribuaient pour moitié à la constitution des agrégats. Chez *C tigris*, les agrégats comprenaient pour un tiers des individus de deux et trois ans pour un autre tiers des individus de quatre et cinq ans

Chez toutes les espèces la température corporelle était significativement plus élevée que celle du substrat tôt le matin, et se maintenait constante au cours de la journée, aux environs de 37,7°C chez *C tigris*, 33°C chez *S occidentalis* et 34°C chez *S graciosus* et *U. stansburiana*.

Les variations interannuelles de densité ont été mises en relation avec la sécheresse, les températures extrêmes et la compétition Les écarts maximum de densité ont été de 22 à 59 (268 %) chez *C tigris*, de 15 à 46 chez *S occidentalis* (307 %), de 38 à 82 chez *S graciosus* (216%), de 37 à 100 chez *U. stansburiana* (270 %)

MOTS CLÉS Reptiles - Lézards - Écologie - Cycle vital - Histoire naturelle - Démographie - Écologie des populations - Écologie des communautés - Espérance de vie - Croissance - Territoire - Activité journalière - Température interne.

INTRODUCTION

The species is the common denominator of the field naturalist. The taxonomist is concerned with the classification of species, the ecologist with what the species does in its environment. Yet, in this age of the laboratory experimentalists the tendency is to work on smaller and smaller fragments of organisms in an effort to reduce all biological phenomena to primary physical causes. These people work with fragments of protoplasm, and they look with condescension on those who are so crude as to work with whole organisms. It is desirable, therefore, to examine the attributes of species--to ask the question, are species such simple things that those who work with them are nothing but the handmaidens of their profound laboratory brethren ? Or, are species complex systems, crudely known at present, and challenging the highest type of scientific effort for a solution of their problems ?

W. Frank BLAIR 1956

Among vertebrates, few ecological studies have been carried out in which marked individuals were traced throughout their lives, or in which natural populations were monitored over many consecutive years. Consequently, crucial demographic characteristics such as age at maturity, adult life expectancy, age-specific mortality and population structure remain poorly documented. Concerning life histories of mammals, MILLER and ZAMUTO (1983) commented that « *proper mammalian life tables are available for only a few taxa.* » Reviewing the population ecology of turtles, BURY (1979) noted that most field research « *consisted of fragmentary short-term or descriptive studies.* » Similarly, concerning lizards, TURNER (1977) commented that « *The typical situation was one in which an investigator either could not or did not enumerate more than a fraction of the population.* » Moreover, how do populations adjust to long-term environmental changes such as severe drought or temperature extremes ? Do variances within different populations of the same

species reflect intraspecific differences, or simply local responses to environmental change ? Addressing these concerns for turtles. Zweifel (1989) recently commented : « *With periods of field research amounting only to a fraction of the average longevity of the turtles, such questions may go unanswered.* » Such a paucity of life-history information has led to various theories on the adaptive significance and evolution of demographic traits (Williams, 1966 ; Tinkle, 1969 ; Wilbur *et al.*, 1974 ; Hirschfield and Tinkle, 1975 ; Pianka, 1976, Stearns, 1976-1977 ; Whittaker and Goodman, 1979 ; Stearns, 1984).

In the last three decades, only two long-term, comprehensive ecological studies have been published on lizards. The first was « The Rusty Lizard » by W. Frank Blair (1960), a five year study during which 3000 individuals were marked and released. The second « *The Life and Demography of the Side-Blotched Lizard* Uta stansburiana » by Donald W Tinkle (1967) spanned six years and included over 3700 different individuals. Stimulated by these monumental studies, the field of lizard ecology underwent a virtual explosion of interest during the next two decades. Numerous life-history studies were conducted on a variety of species to document variations in life-history traits and to test the current theories of life- history evolution (Tinkle, 1969 ; Turner, *et al.* 1969 a,b, 1970 ; Pianka, 1970 ; Tinkle *et al.*, 1970 ; Tinkle, 1972 ; Tinkle and Ballinger, 1972 ; Vinegar, 1972-1973 ; Tinkle, 1973 ; Van Devender, 1975 ; Vinegar, 1975 a,b ; Ballinger, 1976 ; Tinkle, 1976 ; Barbault, 1976 ; Ballinger, 1977 ; Ruby, 1978 ; Ballinger, 1979 ; Dunham, 1980 ; Ferguson *et al*, 1980 ; Ballinger and Congdon, 1981 ; Dunham, 1981, 1982 ; Tinkle, 1982 ; Turner *et al.*, 1982 ; Ballinger, 1983 ; Dunham and Miles, 1985 ; Bauwens and Verheyen, 1987 ; Pilorge, 1987 ; Dunham *et al.*, 1988). While these studies have contributed greatly to our understanding of lizard demography, the majority were not carried out long enough to quantify seasonal variations in the life history traits, nor to document the longevity of the species. Such shortcomings have been discussed recently by various workers stressing the need for long-term studies to clarify persisting conflicts in the available theory (Stearns, 1976 ; Ballinger, 1977 ; Tinkle, 1979 ; Dunham, 1982 ; Ballinger, 1983 ; Dunham *et al.*, 1988).

Among lizards, life spans of five years for *Sceloporus olivaceous* (Blair, 1960), six years for *S. graciosus* (Stebbins, 1948) and *Crotaphytus collaris* (Fitch, 1956), seven years for *Cnemidophorus sexlineatus* (Fitch, 1958) and *C. tigris* (McCoy, 1965 ; Turner, 1969), 7 to 8 years for *Gambelia wislizeni* (Turner *et al*, 1969a) and eight to nine years for *Xantusia vigilis* (Zweifel and Lowe, 1966) have been reported, but only the longevity figures given by Blair may be from individuals of known age. According to Blair, of 201 *S. olivaceous* in their second breeding season, 28 survived to the third, 5 to the fourth, 3 to the fifth, and none to the sixth Fitch (1958) marked 141 *S. graciosus* of which 22 were found four years later and eight in the sixth year, but their ages were unknown. Similarly, several *X vigilis* were found by Zweifel and Lowe (1966) after five to six years but all were adults when first marked. According to Zweifel and Lowe, « *The ideal demonstration of maximal longevity would be based on individuals marked as young of the year, but this was impossible because the seven year time span of our study was shorter than the maximum age attained by many of the lizards.* »

In this paper, I present the results of a long-term ecological study on a community of lizards in western Utah, USA. For eleven consecutive years, from 1976 to 1986, individuals of five species (*Uta stansburiana, Sceloporus graciosus, Sceloporus occidentalis, Cnemidophorus tigris* and *Gambelia wislizenii*) were marked and released each year during a two week interval in June. The aim of this study was to determine the longevity of these species, and to evaluate their organization and dynamics through time. It was fortuitous that the study period coincided with record climatic fluctuations in western North America, and that a nearby weather station (NOAA, Callao) recorded the changes in temperature and precipitation, allowing a better understanding of how natural populations adjust to changes in the environment.

STUDY AREA

The study site is located on the eastern foothills of the Deep Creek mountains in west-central Utah (Juab County) approximately 240 km southwest of Salt Lake City. Specifically, it lies at the mouth of Red Cedar Creek on a rocky alluvial fan at an elevation of 1627 m (Fig. 1). The alluvium consists of large granitic boulders, rocks, and gravel deposited by glaciation (Behle, 1955). The study plot encompassed 2.5 hectares (171 m by 158 m) and was subdivided into 182 quadrants by stakes set at 12 meter intervals. The rows of stakes were marked alphabetically from north to south and numerically from east to west (Fig. 1), giving each stake two distinct coordinates. The higher western border of the plot extended into the Pinon-Juniper community of the foothills, and the eastern into the edge of the desert floor (Snake Valley). Ground cover varied from 15 % in the southern drier region of the plot to over 60 % in the washes.

The dominant plant species are Greasewood (*Sarcobatus vermiculatus*), Big Sage (*Artemesia tridentata*), Spiny Horsebrush (*Tetradymia spinosa*), Big Rabbitbrush (*Chrysothamnus nauseosus*) Little Rabbitbrush (*C. viscidiflorus*), Indian Tea (*Ephedra nevadensis*), Shadscale (*Atriplex confertifolia*), and Broom (Snake) weed (*Xanthocephalum sorothrae*) Other less common species within the plot were Piñon pine (*Pinus monophyllum*) Juniper (*Juniperus osteosperma*), Willows (*Salix exigua* and *S. rigida*), Red-osier Dogwood (*Cornus stolonifera*), Lemonade Sumac (*Rhus trilobata*), Wild Rose (*Rosa woodsii*), Hopsage (*Grayia spinosa*) Snowberry (*Symphoricarpus longiflorus*), Yucca (*Yucca harrmaniae*), Prickly Pear (*Opunia polycantha*) Barrel Cactus (*Echinocereus triglochidiatus*), Locoweed (*Astragalus lentiginosus*), *Halogeton glomeratus*, Indian Paintbrush (*Castilleja linearifolia*), Herbaceous Sage (*Artemesia ludoviciana*), Desert Dandelion (*Malacothrix* sp.), Grey Molley

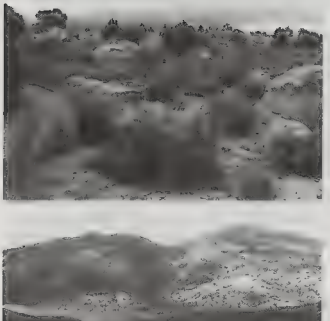


FIG. 1.– (top) Looking west toward the Deep Creek Mountains. Study area is located in the center ; (bottom) view of the plot, looking east toward Snake Valley and the Fish Springs Mountains.

(*Kochia americana*), Evening Primrose (*Oenothera caespitosa*), Globe Mallow (*Sphaeralcea coccinea*), Thistle (*Cirsium undulatum*), Mustard (*Lepidium virginicum*), Cheatgrass (*Bromus tectorum*), Needle Grass (*Stipa comata*), Galleta Grass (*Hilaria jamesii*) and Indian Ricegrass (*Oryzopsis hymenoides*).

Within the study plot, *S. occidentalis* and *S. graciosus* inhabit mainly rocks and trees, while the others inhabit mainly the ground. *Cnemidophorus tigris* extends from the valley floor to about 2000 m. *Sceloporus occidentalis* and *S. graciosus* extend above 2000 m, but do not occupy the desert scrub at lower elevations. *Uta stansburiana* and *G. wislizenii* extend from the desert floor to the edge of the granitic formations just above the study site The lizards are shown on FIG. 2. Other lizards found rarely on the study site are the Desert Horned Lizard (*Phrynosoma platyrhinos*) and the Collared Lizard (*Crotaphytus insularis*). However, *P. platyrhinos* is abundant at lower elevations and *C. insularis* occurs sporadically in the rocky terrain above. Snakes observed in the plot are the Striped Whipsnake (*Masticophis taeniatus*), the Gopher Snake (*Pituophis melanoleucus*), and the Western Rattlesnake (*Crotalus viridis*). A single ringneck snake (*Diadophis punctatus*) was observed on the western edge of the study plot.

METHODS AND PROCEDURES

Estimated work time to conduct this study during eleven years was 6 000 person hours. The study was conducted on the following dates in June : 12 25 (1976), 10-24 (1977), 14-25 (1978), 10-24 (1979), 8-21 (1980), 12-24 (1981), 13-23 (1982), 10-25 (1983), 10-23 (1984), 10-22 (1985), 16-27 (1986). The study plot was searched systematically row by row without repeating any of the previously observed rows until the whole plot had been searched completely. Most lizards were caught with a noose, and were permanently marked by clipping two toes, one per foot. If a captured lizard lacked two toes, it was assumed to be a survivor from previous years. Upon capture, the year, month, date and time of day were recorded as well as location of initial observation relative to the nearest stake. Body size (snout to vent length-SVL) and tail length were measured with a plastic ruler (mm), and weight (g) was recorded with a Pessola scale. Body, air and substrate temperatures were recorded in Celsius with a thermocouple from an electronic thermometer. To prevent possible injury to juveniles, body temperatures were recorded only from adults. Air temperature was recorded in Celsius 1 m above the substrate, and substrate temperature where the lizards were first observed. Temperature data were recorded from 1976 to 1980

In all species except *C. tigris*, males were distinguished by the presence of large post anal scales, a swollen tail base where the hemipenes lie, and darker ventral markings. In *C. tigris* the sexes are very similar morphologically, and the yearlings cannot be sexed. However, mature males possess large femoral pores which bulge from the thighs Males are also darker on the chest and throat, and during the reproductive season, the tail base is scruffy from secretions of the hemipenis. Reproductive condition in live females was determined by palpation, and clutch size from preserved specimens. Finally, the toe-clip number or a symbol was painted on the dorsal side with white, fast-dry enamel and the lizards were released at the site of initial observation. Numbers were always painted from tail to head to avoid misreading reversible numbers (e.g. 6, 9) Because of their small size, the yearlings of *C. tigris* were marked only with a small dot. Painted individuals were not recaptured, unless the paint came off. Upon resighting, the species, number, date, time, and location were recorded for use in determining home range size.

How frequently the area was censused each day depended on crew size and the number of lizards previously marked Generally, the first census required two days, during which virtually all of the lizards observed were unmarked and had to be captured. With each succeeding pass, the number of new individuals decreased and resightings increased, allowing more passes per day. Because lizard activity is greatest during the morning, the beginning of each pass was varied from one end to the other to distribute observational time equally throughout the area. Generally, most adults were captured in the early censuses, while the young comprised most of the captures

FIG. 2.– The six most common lizards of Snake Valley, left to right: Leopard, Western Whiptail, Western Fence, Desert Horned, Sagebrush, and Side Blotched Lizards.

towards the end. After each complete pass, the number of new individuals captured was added to the total from all previous passes, giving an estimate of the total present for each species (TAB. I). Lincoln—Peterson estimates of total population size were calculated after each pass and compared with the actual number already caught (TAB. I).

The L.P. estimate was calculated as follows : O + n + R / R x T = N where O were old animals from previous years, n = new animals from the current year, R = resightings, T = total captured previously, and N = total population size. The L.P estimates were initially erratic compared to the actual density, but begin to approximate it by the sixth-tenth pass, when most of the animals had been captured (FIG. 3). The plant community was enumerated on 5 different quadrants spanning the north-south limits of the plot. Each species was counted separately until all species had been counted in each quadrant. Highly abundant species such as cheat grass were estimated by counting all individuals within one square meter, and multiplying by the total area. Percent cover was based on estimates of the area shaded by the bushes, and dominance by the species covering the most area.

RESULTS

POPULATION STRUCTURE ACCORDING TO SURVIVORS

Figure 4 shows the yearly population structure according to the composition of survivors from previous years. Each new yearly cohort is depicted with a different code in order to trace the survivors to succeeding years (1976 = open, 1977 = stippled, etc). Because there are no survivors in the initial populations (1976), they consist of only new individuals (open bars). Thereafter, each succeeding population becomes more complex as it begins to accumulate survivors from previous years. Several survivorship patterns can be discerned. First, the number of surviving groups increases each year by one, as each new yearly cohort contributes its survivors. Second the number of surviving groups stops increasing more or less when the initial cohorts die out. Since each yearly population typically contains representatives of all age classes, the total number of surviving groups indirectly reflects the number of different age classes in each species, the oldest individuals occurring at the bottom of each bar, and the yearlings at the top. Third, the number of

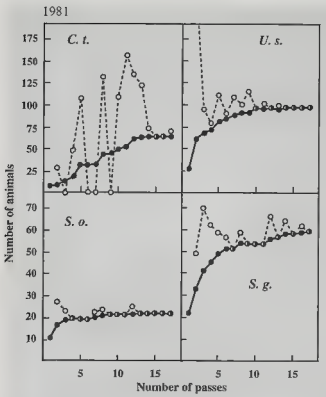


FIG. 3.– Cumulative daily capture curves (solid lines) and the Lincoln-Peterson estimates for one year (1981).

survivors from each original cohort diminishes progressively, forming a gently decreasing survivorship curve (Type III).

Since the oldest survivors represent the youngest individuals in the original cohorts, then the total number of these surviving groups also indirectly reflect the longevity of the species. The number of years each original population persists (horizontal) and the number of surviving groups from previous years (vertical) are approximately the same, and both reach maximum levels simultaneously when the original populations disappear. Fourth, the total number of surviving groups varies considerably, and is usually less than the maximum longevity of the species. This occurs because not every yearly cohort contains individuals that survive the maximum life span, so life span varies from year to year.

Finally, maximum longevity is seldom expressed. For instance, *C. tigris* and *S. occidentalis* only expressed it once, and only after six consecutive years of study (see populations beginning in 1980 and 1977 respectively, FIG. 4). In both of these species the minimum cohort survivorship was four years and the maximum seven. In *S. graciosus*, only the initial population (1976) survived the maximum life span of six years, among six that could have done so. The others terminated after four or five years. Similarly, although *U. stansburiana* has a much shorter generation time, its maximum life span of four years was not revealed until the ninth consecutive year of study. Only four individuals survived that long out of 475 that had a chance to do so. Of the four, three were derived from the peak density years of 1981 and 1982, suggesting that the larger the population, the greater the probability that some individuals will express their maximum life span. This pattern is also characteristic of *S. occidentalis* in 1977 and *C. tigris* in 1980, when both produced individuals surviving seven years.

Regardless of species, once the survivors of any given cohort terminate, the next cohort on average can be expected to survive the same length of time, hence requiring about twice the life span of a species to trace until the end. For instance, the initial population of *C. tigris* in 1976 lasted five years until 1980, but the next one (1981) lasted six until 1986, and perhaps could have lasted seven if the study had continued one more year. Despite the long-term nature of this study, only the first five populations of *C. tigris* and *S. occidentalis* had the chance to survive the maximum life span (seven years), and only two of the former and one of the latter did so. Obviously, ascertaining the maximum survivorship of any species requires tracking several cohorts from beginning to end, since survivorship itself is highly variable. The longer the study and the larger the population, the greater will be the likelihood of ascertaining maximum longevity.

POPULATION STRUCTURE AND SURVIVORSHIP OF COHORTS

Figure 5 portrays the populations according to yearlings, new adults and old adults, and their survivorship to succeeding years. Because the initial populations do not have marked survivors, they consist only of yearlings and new adults. Thereafter, the populations contain the three cohorts, with old adults being marked survivors from previous years. The new adults are unmarked individuals that presumably were not present in the study plot during the previous census. Yearlings are survivors from an unknown number of hatchlings born the previous summer (i. e., after the spring fieldwork). Each vertical bar in Figure 5 denotes the three cohorts, yearlings in the upper section, new adults in the middle and old adults at the bottom. The circles within each bar represent the number in each cohort, and the numbers on top represent the total population size. The small bars within cohorts represent the number of individuals surviving to succeeding years.

For example, the total number of *S. graciosus* in 1979 surviving to 1980 was 28 (circle of old adults in 1980), nine of which came from yearlings, five from new adults, and 14 from old adults, all listed at the bottom of the 1979 population under year 80. Since the 14 old adults were survivors from the previous year (1978), their origin may be traced by adding all individuals bearing that same year (80) at the base of the 1978 population. Thus, five came from yearlings, three from new adults, and six from old adults of 1978. Accordingly, of these

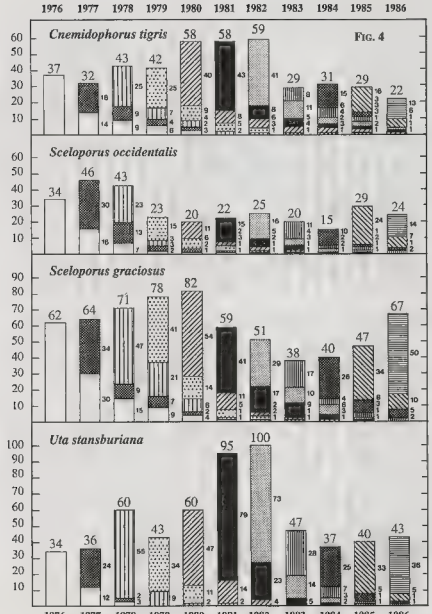
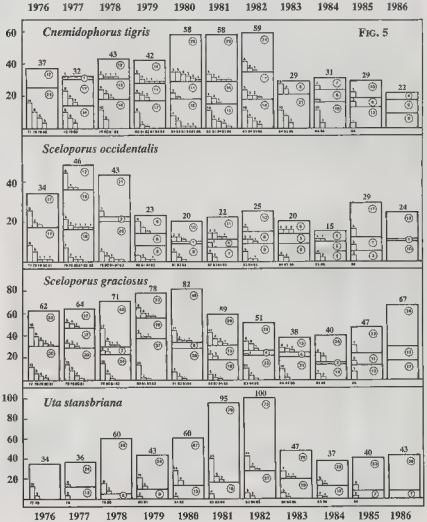


FIG. 4.- Yearly population structure according to old and new individuals, and the composition of survivors from previous years. New individuals in each subsequent yearly population sample are represented with a different pattern.

FIG. 5.- Population structure according to cohorts. Each major bar represents the total annual population sample with vertical subdivisions representing the three cohorts : upper, yearlings ; middle new adults ; lower old adults. Circled numbers are totals within each category Code bars show survivors to succeeding years (see text for explanation)



latter six, one came from yearlings, one from new adults, and four from old adults of 1977. Of these latter four, two came from yearlings, and two from adults of the original population. The old adults of 1981 can be traced back five years, to a single yearling in 1976.

The average yearly composition of cohorts for all years (TAB. II) for *C. tigris* was 33 % yearlings, 27 % new adults, and 39 % old adults ; for *S. occidentalis* 42 %, 22 %, 36 %. and for *S. graciosus*, 45 %, 16 %, 39 %. In *U. stansburiana* the hatchlings grow to adult size within one year, so there are only two cohorts old adults (23 %) and new adults (77 %), although yearlings comprise most of the new adults (60 %, see Age Classes). In all species (except *U. stansburiana*), the new adults were the least common and the old adults had the highest survivorship (TAB. II). In *S. occidentalis* the old adults survived significantly better than both the new adults and the yearlings ($U = 72$, $n_1 = 9$, $n_2 = 9$, $P < 0.005$ and $U = 62$, $P < 0.05$ respectively, MANN WHITNEY U test), and the latter two survived about the same ($U = 54.5$) Similarly in *S. graciosus*, the old adults survived better than both the new adults and the yearlings ($U = 67$, $n_1 = 9$, $n_2 = 9$, $P < 0.01$; $U = 59$, $n_1 = 9$, $n_2 = 9$, $0.10 > P > .05$), but the yearlings survived significantly better than the new adults ($U = 63$, $n_1 = 9$, $n_2 = 9$, $P < .05$). Similarly, in *C. tigris*, the old adults survived significantly better than both the new adults and yearlings ($U = 62.5$, $P < 0.05$; $U = 69$, $P < 0.01$), but unlike *Sceloporus*, the new adults survived significantly better than the yearlings ($U = 60$, $n_1 = 9$, $n_2 = 9$, $P < 0.05$).

In *U. stansburiana*, the new adults survived slightly better than the old adults, but not significantly (($U = 44$, $n_1 = 9$, $n_2 = 9$, $P > 0.10$). Such a tendency could be related to the short life span of this species (only three years), and to the much larger number of new adults compared to old adults (77 % versus 23 %) While the new adults consist mostly of yearlings (60 %), they also contain two year olds, which together probably exceed the total number of old adults. Also, the new adults may survive better than the yearlings, hence bolstering the survivorship of the new adults. On the other hand, the old adults comprise only a small fraction of the population, and some have reached the maximum age (three years), hence reducing the survivorship of this cohort. However, since yearlings cannot be distinguished from adults, these various alternatives cannot be resolved.

Why the yearlings in both species of *Sceloporus* survived better than the new adults is not clear. New adults are not only larger, but they have already survived at least one year. Theoretically, their chances of surviving to the third should have increased. Therefore, the new adults should have survived better than the yearlings. In both species of *Sceloporus* the sex ratio of the new adults is equal (see SEX RATIO) so their decreased survivorship does not seem to be related to sex. If some of these new adults were truly migrants, rather than neighbors simply expanding their ranges into the plot, they would probably be repelled by the established residents, especially the males. This could partially explain the reduced survivorship of this cohort. Without established territories, such wanderers would have less time to feed and be more susceptible to predation. BLAIR (1960) found that some individuals of *S. olivaceus*, especially those reaching adulthood, dispersed from their juvenile home range to completely new terrain, and were never seen again. Yearlings, of course, must also establish a home range, but their ranges are much smaller (see Home Range) and less likely to merge with those of the adults.

According to BLAIR (1960), the home ranges of juveniles seldom overlap the ranges of adults. Also, yearlings may not be regarded as threats by the adults, so they can slowly expand their ranges and more easily take advantage of a vacancy (BLAIR, 1960) As discussed above, *C. tigris* differed dramatically from the other species in that the new adults survived significantly better than the yearlings, even though the yearlings were more abundant. Of all the species in this study, *C. tigris* has the highest yearling mortality, but conversely the highest adult survivorship (TAB. III). Once a yearling survives to the second year, its chances of surviving to the third increase from 20 % to 48 %. Thus, if some of the new adults were older than two years, their chances of surviving would be much greater than those of the yearlings, hence accounting for the difference.

COHORT STABILITY

While population size in *C. tigris* fluctuated dramatically from 1977 to 1983 (FIG 5), the number of old adults remained relatively constant (14, 18, 17, 18, 15, 18, and 21). The combined number of survivors (old and new adults) was even more constant : 31, 31, 28, 29, 29, 35, 29. Thus, the major fluctuations in population size were due almost exclusively to the yearlings. In contrast, among the other species, as population size increased or decreased, so did the number of old adults (FIG. 5). However, both *Sceloporus* lagged slightly in reaching the maximum or minimum number of old adults. For instance, in *S. occidentalis*, the largest number of old adults (20) occurred after the population had peaked in 1977, and the lowest (5) remained constant after the population rebounded in 1985. The pattern is similar in *S graciosus*. The greatest number of old adults (37) occurred just before the population peaked in 1979, and the lowest (13) after the population reached minimum size in 1983.

In *U. stansburiana*, the number of old adults fluctuated almost precisely with changes in population size, especially from 1979 to 1985, when the larger the population, the larger the number of adults, and vice versa. However, the percentage of old adults did not correlate directly with the population changes. From 1979 to 1980, as population size increased from 43 to 60 individuals, the percentage of old adults remained constant, 21 % and 22 %. When the population rose to 95 in 1981, the adults dropped to 17 %, but when it peaked at 100 in 1982, they increased to 27 %, and when the population crashed in 1983 (47), they increased to 40 %, the highest ever.

Thereafter, as population size remained low for the next three years, the percentage of old adults gradually decreased

more or less to the original level of 1979, when the population sizes were essentially the same. The huge proportion of new adults in 1983 resulted from a disproportionate lack of new adults (62 %) compared to old adults (30 %), leaving essentially equal numbers of the two. Overall, (barring crashes), the proportion of old adults seems to increase as the population grows. Analysis of the percent each cohort contributes to the old adults of the next year (TAB. IV) shows that most of the recruitment is from new adults. On average, the new adults contribute 75 % and the old 25 %. However, the greatest contributions occurred when population size was increasing the most (1979 to 1982), suggesting that the larger the population, the higher the survivorship of new adults. The percent composition of new adults during these high population years was 100 %, 85 %, 88 %, and 85 %, compared to the low population years of 1978 (40 %) and 1983-85 (74 %, 58 %, 71 %). Apparently, as population size increases so does survivorship, perhaps because limiting factors are also reduced.

This pattern is drastically different in the other species (TAB IV) In *C. tigris*, the old adults comprised the majority (56 %) of the next years old adults, while the new adults comprised only 26 %, almost precisely the opposite of *U. stansburiana*. Also, the yearlings contributed the least (18 %) to the old adults, whereas in *U. stansburiana* they contributed the most, since yearlings comprise 60 % of the new adults. The great stability of adult *C. tigris* is undoubtedly related to their long life span. Once they survive to age two, they will tend to remain alive for many years Consequently, yearlings may only enter the adult ranks when the oldest individuals die. This is why the yearling mortality is so high (80 %, TAB. III). On the other hand, in *U. stansburiana* 77 % of each new population dies every year (TAB. V), so the recruitment is precisely the opposite, requiring a high fecundity to replace the losses. Even though they can potentially live four years, only 23 % survive to the second year, 5 % to third, and only 1 % to the fourth (4 out 475). The two *Sceloporus* species are very similar to each other in the composition of their old adults (TAB. IV). In both, the new adults comprised only a small percentage of the old adults (9 %), the old adults comprised the majority (approximately 50 %), and the yearlings slightly less then the old adults. This composition is somewhat intermediate between that of *C. tigris* and *U. stansburiana*. It resembles the former in that the old adults comprise the majority, but differs in that the new adults comprise the least. Conversely it resembles the latter in that the yearlings comprise a substantial portion of the old adults, but differs in that the old adults comprised the most. Thus, in *C. tigris* the adult population is maintained mostly by old and new adults, while adult *U. stansburiana* are recruited mainly from yearlings. Adults of the two *Sceloporus* are derived more or less equally from old adults and yearlings. Overall, the major population fluctuations occurred in yearlings and immigrants, suggesting that the species are at carrying capacity, that home range sites are at a premium, and that the yearlings and immigrants can only become established when a vacancy arises (TINKLE, 1967).

POPULATION STRUCTURE ACCORDING TO SIZE CLASSES

Figure 6 (a,b,c) shows the distribution of snout-vent lengths for each yearly population sample. Each year is coded specifically, allowing the survivors to be traced into succeeding generations. The distribution of size classes is not only

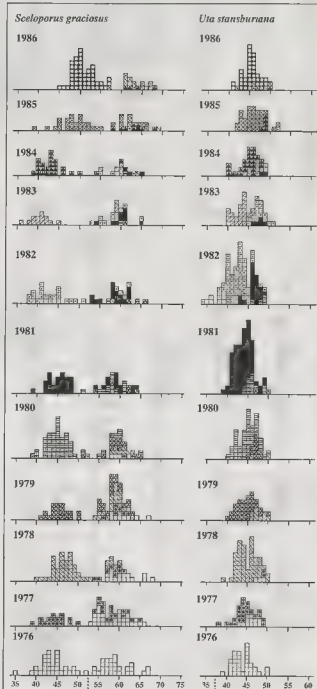


FIG. 6 (a).– The population structure according to snout-vent length, and the composition of survivors

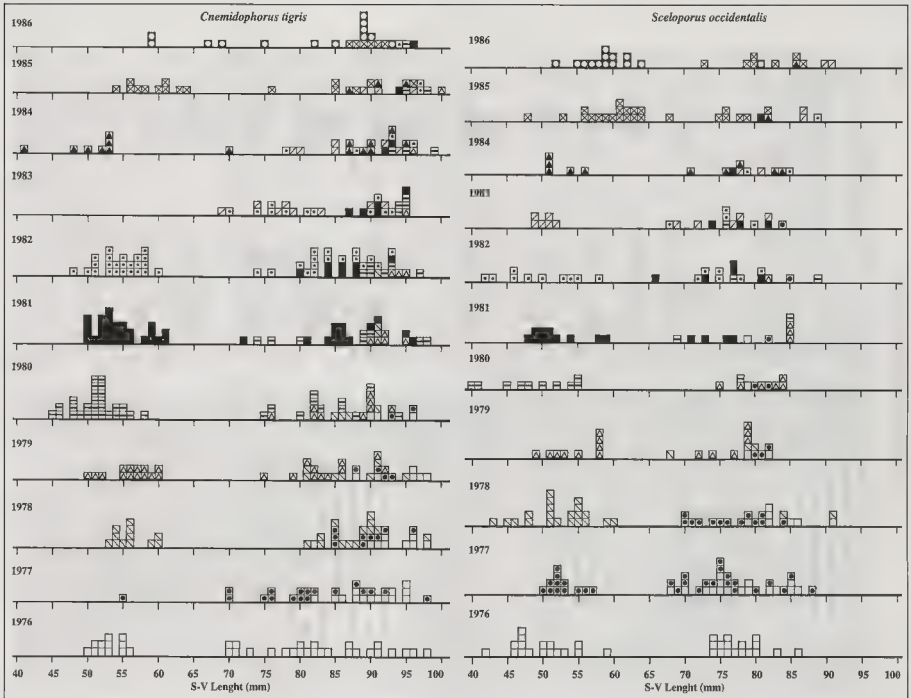


FIG. 6 (B, C).– The population structure according to snout-vent length, and the composition of survivors.

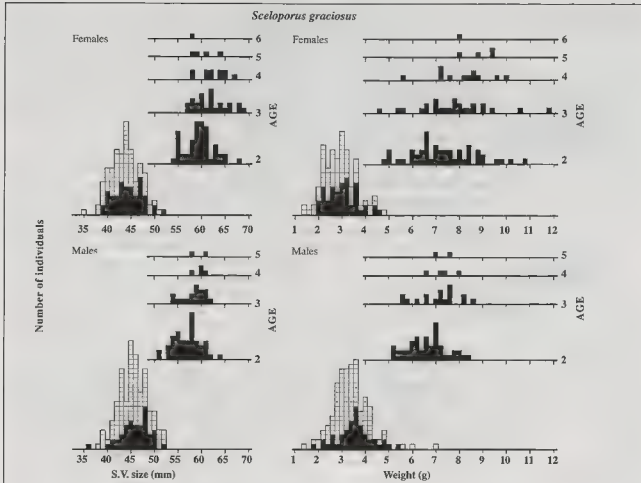


FIG. 7 (a).– Age and sex specific distribution of snout-vent lengths. Basal histograms represent the yearlings, and upper histograms the survivors to succeeding years. Dark squares represent the survivors to the next year

distinctive for each species, but is also consistent from year to year. Thus, each species may be distinguished from the others on the basis of its size variation. *Uta stansburiana* shows essentially a unimodal distribution, adults ranging in length from about 40 to 50 mm. In contrast, *S. graciosus* contains two distinct size classes, yearlings and adults, the two abutting closely with the largest yearlings being almost as large as the smallest adults. The yearling are essentially identical in size with *U. stansburiana*, ranging from about 40 to 51 mm. The adults range from about 53 to 65 mm. The vertical dotted line demarks non-reproductive from reproductive size groups. Obviously, some of the larger yearlings reach sexual maturity in the first season, as they grow into the adult size during the summer. In *Sceloporus undulatus*, TINKLE (1972) found that a small percentage of yearlings (less than 10 %) reached sexual maturity in the first year after birth. *U. stansburiana* and *S. graciosus* also differ from each other in the size of the survivors In *U. stansburiana* the oldest survivors tend to grow larger each succeeding year, whereas in *S. graciosus* they tend to remain medium sized (See Age Specific Growth).

S occidentalis and *C. tigris* also exhibit distinct adult and yearling size classes, but the distribution is more dispersed, especially in *C tigris*, and both exhibit a conspicuous gap between yearlings and adults. In *C. tigris*, the yearlings range from about 48 to 60 mm, and the adults from 75 to 98 mm. In *S. occidentalis*, the yearlings range from about 45 to 60 mm and the adults from 70 to 80 mm. Thus both species have very similar sized yearlings, whose size range overlaps that of adult of *S. graciosus*. The gap between yearlings and adults may be related to two factors, slow growth of the hatchlings during their first season, and accelerated growth of the yearlings the following summer. Consequently, the hatchlings would emerge as small yearlings in the spring, and then grow rapidly to adult size during the rest of the season, hence leaving a conspicuous gap in size classes each spring between yearlings and adults.

SIZE SPECIFIC SURVIVORSHIP

Analysis of the growth rates of all surviving yearlings in *S graciosus* (FIG. 7a) shows that in both sexes small individuals

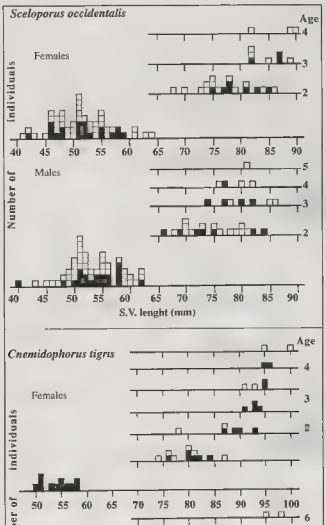


FIG. 7 (b, c).– Age and sex specific distribution of snout-vent lengths. Basal histograms represent the yearlings, and upper histograms the survivors to succeeding years. Dark squares represent the survivors to the next year

tend to be eliminated more frequently than large ones from the second to the third year. For instance, the mean SVL of the 47 males at age two was 57 mm Of the 24 individuals that were 47 mm or smaller, only seven survived to age three (29 %), whereas of the 23 that were 48 mm or larger, eleven survived (48 %). Similarly, the mean SVL of the 53 females at age two was 59.5 mm. Of the 25 individuals that were 59 mm or smaller, 11 (44 %) survived to age three, whereas of the 28 that were 60mm or larger, sixteen survived to age three (57 %). From the third to the fourth year, both the largest and smallest tend to be eliminated equally in males. For instance, mean SVL of the 18 three years old was 58.5 mm. Of the seven that were 58 mm or smaller only two survived (29 %). Similarly of the eleven that were 59 mm or larger only two survived (18 %). The four survivors ranged almost exactly in the middle, from 57 mm to 59 mm, so virtually all the largest and smallest were eliminated.

Among females the largest seem to be eliminated more often after the third year. For instance, mean SVL of the 26 three years old was 61.9 mm Of the twelve that were 61mm or smaller, six (50 %) survived to age four, and they were the smallest. Of the fourteen that were 62 mm or larger, only five (36 %) survived, and three were 62mm, exactly the mean size of the 26. Similarly from age four to age five, only one of the five largest survived (20 %), whereas three of the six smallest survived (50 %). From age five to six, only the smallest of the four survived. Although the small samples after age three are not reliable, the pattern strongly suggests that the largest females are being selectively eliminated as they get older.

S. occidentalis also seems to exhibit intermediacy in size of the survivors (FIG. 7b), but only in the males, and there is no clue from the second to the third year as to which size suffered the greatest losses, since the survivors extend almost uniformly from the smallest to the largest. Among the females, however, the greatest losses occurred among the small ones. Only two out of ten (20 %) survived that were smaller than the mean (77.5 mm), whereas six out of ten survived (60 %) that were larger than the mean Why growth is more prolonged in *S. occidentalis* could be related to its longer life span, or perhaps to its longer time to maturity. In *Sceloporus olivaceus*, BLAIR (1960) found that growth « slows and nearly ceases after full adult size is reached ».

Elimination of the smaller males in *Sceloporus* could be related to competition for territories. In other species, established males are known to defend their home ranges vigorously against other males (BLAIR, 1960 ; TINKLE, 1967 ; DAVIS and FORD, 1983). In the case of females, the largest may suffer greater predation due to their larger clutches. Several authors have proposed that clutch size in reptiles has evolved through differential mortality due to decreased locomotor speed with increasing « relative clutch mass » (VITT and CONGDON, 1978 ; SHINE, 1980 ; BOWENS and THOEN, 1981 ; VITT and PRICE, 1982 ; SEIGEL and FITCH, 1984 ; SEIGEL *et al.*, 1987 ; Van Damme *et al.*, 1989). Bauwens and Thoen (1981) have shown that gravid *Lacerta vivipara* are significantly slower (sprint speed) than non-gravid ones, and are easier to capture by hand. They suggested that the lower speed increases predation.

AGE SPECIFIC GROWTH

A substantial number of *S. graciosus* stop growing after the second-third year (FIG.7a). Of the 44 yearlings that survived to the third year, 18 (41 %) did not grow after age two. Similarly, of

the 15 that survived to age four, 7 (47 %) stopped growing after age three. One female that lived six years grew from 40 mm as a yearling to 58 mm in the second year, and remained at 58 mm for the next four years. Analysis of the yearling growth rates in *S. occidentalis* (FIG. 7b) suggests a similar trend as in *S. graciosus*, but the samples are much smaller. Nevertheless, of the 14 yearlings (both males and females) that survived to age three, seven continued growing from the second to the third year. However, from the third to the fourth only three of the seven (38 %) continued growing, so growth in the majority (62 %) stopped after the third year. The growth pattern from ages two to three is opposite to that of *S. graciosus*, in which 41 % stopped growing, compared to none in *S. occidentalis*, but is similar from the third to the fourth year, during which growth stopped in both species, 62 % and 47 % respectively.

In contrast, the majority of *U. stansburiana* grow continuously throughout life. Of the 74 individuals that survived to age two or older, 70 continued growing throughout their life (95 %). Of the four that stopped (5 %), one lived four years, a female. She was 42 mm at age one, grew to 48 mm the next year, and remained the same size for the next two years. The growth of survivors in *C. tigris* (FIG 7c) is based only on the 28 yearlings that survived to age three or older, out of all the yearlings in this study (138). Of the 28, 12 survived to age three, and of these, 8 survived to age four, all of which continued growing to the third and fourth years respectively. Of the eight, six survived to the fifth year, three of which stopped growing after the fourth. Of the three, two survived to ages six and seven respectively, both remaining the same size. One was a male and the other a female. Their average SV lengths after the first year were male : 89 mm, 97 mm, 98 mm, 98 mm, 98 mm and female : 84 mm, 93 mm, 94 mm, 95 mm, 95 mm, 95 mm.

Thus, all *C. tigris* appear to grow continuously for the first four years, after which about one half stop growing indefinitely. The cessation of growth in the fourth year is the most delayed of any species in this study. Two of the four individuals that lived more than five years continued growing throughout life, a male and a female. Their SV lengths after age one respectively were male : 86 mm, 89 mm, 92 mm, 94 mm, 96 mm ; and female : 82 mm, 90 mm, 93 mm, 95 mm, 96 mm, 100 mm. Except for the above individuals, all long-lived species stopped growing at some stage or another in their life spans.

Figure 8 shows the growth rates of all surviving yearlings, for all species. Since yearlings cannot be differentiated according to size in *U. stansburiana*, only those individuals that survived the maximum life span of three or more years are included, which were probably yearlings when first sampled. In all species the greatest increase in SV length occurred from yearlings to age two. Except for *U. stansburiana*, and *S. graciosus* the increase was so great that these two age classes did not overlap. *C. tigris* underwent the greatest growth, averaging 28 mm, *S. occidentalis* 24 mm, *S. graciosus* 14 mm, and *U. stansburiana* only 2.8 mm. The differences between ages two and three were much less, 7 2 mm, 6.7 mm, 1.7 mm and 1.2 mm respectively. After age three, size differences were insignificant because many of the individuals stop growing at this age.

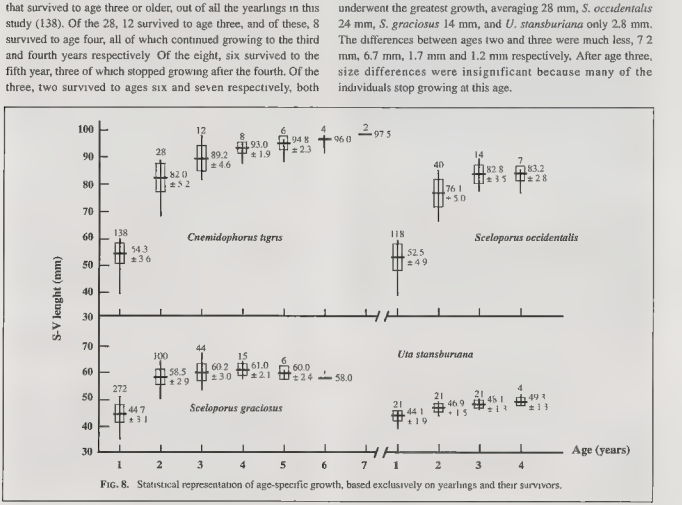


FIG. 8. Statistical representation of age-specific growth, based exclusively on yearlings and their survivors.

AGE-SPECIFIC MORTALITY AND LIFE EXPECTANCY

In all species the highest mortality occurred from the first to the second year (TAB. III). Only 20 % of the yearlings survived to age two in *C. tigris*, 34 % in *S. occidentalis*, and 37 % in *S. graciosus*. Also, in all species life expectancy increased from the second to the third year, to 48 % in *C. tigris*, 39 % in *S. occidentalis* and 47 % in *S. graciosus*. The increase in *C. tigris* continued until the fifth year to 75 %, but was only significant from the second to the third year. (Contingency $X^2 = 8.78$, $p < 0.005$). The increases in *Sceloporus* were not significant

Larger sample sizes in *C. tigris* could show that life expectancy not only continues increasing after the third year, but also remains high throughout life. On the other hand, the relatively large number of yearlings sampled in *S. graciosus* (273) suggests that life expectancy increases only slightly and tends to remain constant. It is noteworthy that *C. tigris* with the highest yearling mortality, experienced the greatest life expectancy. These two opposing patterns between *Cnemidophorus* and *Sceloporus* may be related to the great differences in reproductive and foraging strategies among them *C. tigris* produces smaller clutches, but the eggs have more yolk, which presumably enhances survivorship. Also it forages widely during a brief period, and then retires underground for the rest of the day, whereas *S. graciosus* and *S. occidentalis* « sit and wait » for the prey. VITT and CONGDEN (1978) have shown that « sit and wait » species such as *Sceloporus* tend to remain motionless to escape predation, whereas « widely foraging » species such as *Cnemidophorus* escape by fleeing. Lizards that forage widely and escape predators by rapid flight tend to be streamlined and have small clutches, while the « sit and wait » types tend to be stocky and have larger clutches. Intensive searching by *C. tigris* undoubtedly increases foraging efficiency and familiarity with the habitat, but also increases contact with predators. Conversely, daily retreat decreases predation and energy expenditure. The balance between these two opposing strategies should produce high mortality at first while the young are naive. Thereafter, survivorship should increase every year as the survivors become better acquainted with the habitat, the food resources and the predators. Thus, the older the *Cnemidophorus* becomes, the wiser it gets and the longer it lives On the other hand, *Sceloporus* depend more on chance than on memory to encounter prey, so their survivorship should be more constant, perhaps reflecting an average rather than an optimal strategy.

YEARLING SEX SPECIFIC SIZES AND SURVIVORSHIP

Comparison of yearling sex specific lengths (SVL) and weights (TAB. VI) of all yearlings and their survivors (except *C. tigris*), shows that both females and males that survived to age two tended to be heavier and larger than non survivors, but the differences were not significant. Sex cannot be differentiated in *C. tigris* yearlings, so the non survivors cannot be compared with the survivors. The overall pattern suggests that large size confers an advantage on survivorship. Possibly, the larger yearlings were also larger as hatchlings Larger eggs with more yolk would produce larger hatchlings, and hatchlings produced from the first clutches would hatch first, and grow faster in the relative absence of sibling competition. These advantages would in turn be attributable to the mothers that could convert the largest amount of nutrients into yolk in the least amount of time, produce the largest eggs, and lay them in the most favorable sites. Competition for food may also be a critical factor during the first season

Besides the size differences between yearling survivors and non-survivors, there are also major differences between sexes as the individuals become older. In both *Sceloporus* species, males tend to be larger than females as yearlings, but the females become larger at ages two and three. Also, gravid females weigh more than males, but the males and nongravid females weigh the same. Therefore, adult females tend to be larger than males but weigh the same without eggs. In *S. graciosus*, both non surviving (NS) and surviving (S) male yearlings were significantly larger (SVL) than their female counterparts : NS ($t170 = 3.78$, $P < 0.001$), S ($t98 = 2.58$, $P < 0.01$), and also significantly heavier : NS ($t170 = 4.0$, $P < 0.001$), S ($t98 = 4.2$, $P < 0.001$). Adult females at ages two and three were significantly larger (SVL) than males of the same age : two ($t98 = 4.2$, $P < 0.001$), three ($t42 = 3.82$, $P < 0.001$), and were also significantly heavier (age 2 : $t98 = 3.74$, $P < 0.001$; age 3 : $t42 = 1.7$, $P < .05$). Two and three year gravid females were significantly heavier than non gravid ones : two ($t40 = 4.0$, $P < 0.001$) three ($t20 = 4.2$, $P < 0.001$), but those without weighed the same as two year males. The clutch weight/body weight ratio at age two was 18 % with eggs and 22 % without, at age three 26 % with and 34 % without, and at age four 21 % and 26 % respectively. These percentages indirectly reflect age specific clutch weight/body weight ratios, but could be underestimates as they include ovarian clutches that weighed less than oviducal ones (Cuellar, 1984).

In *S. occidentalis*, the male yearlings tended to be heavier than the females among both the non survivors and survivors ($t77 = .85$ and $t38 = 1.15$), and slightly larger ($t77 = 1.38$ and $t38 = 1.55$. However, females at ages two and three were significantly heavier than males (two : $t38 = 1.77$, $P < .10$ and three : $t12 = 5.18$, $P < .001$), and significantly larger (two : $t38 = 1.84$, $P < 0.10$ and three : $t18 = 2.663$, $P < 0.02$). Gravid females at age two were significantly heavier than non gravid ones ($t13 = 3.43$, $P < 0.001$), and the non gravid weighed the same as males. The CW/BW ratio of the two year old gravid females was 24 % with eggs and 32 % without.

C. tigris is similar to the two *Sceloporus* species in that the *male yearlings* tend to be larger than the females, but differs dramatically in that the males remain larger as they become older. As yearlings, the males averaged slightly larger in SVL (55.3 mm versus 54.1 mm), but the difference was not significant ($t26 = 1.02$, $P > .20$). However, these data are based on relatively few yearlings, only the 12 females and 16 males that survived to age two. A larger sample could show that males are significantly

larger. In fact, the males were significantly heavier than the females ($t26 = 2.45$, $P < .02$), suggesting that they are indeed larger. At age two, the males were both significantly heavier and larger than the females ($t26 = 4.86$, $P < .001$ and $t26 = 2.16$, $P < .05$). Beyond age two, the sample sizes are too small for comparison, but the males seem to remain slightly larger.

Why the females tend to be smaller in this species could be related to its small clutch size. Active foraging, streamlined species such as *Cnemidophorus* theoretically have a lower relative clutch mass (RCM) than stocky sit-and-wait species such as *Sceloporus* (Vitt and Congdon 1978 ; Vitt and Price 1982 ; Seigel and Fitch 1984). Therefore, females with low RCM may not have to be larger than the males to carry the larger clutches. On the other hand, the size difference could be related to mating behavior, rather than to reproductive strategies. Preliminary observations of the mating system of *C. tigris* in this study have shown that males are polygamous, and highly aggressive towards other males. Thus, the larger and stronger the male, the greater its chances of mating and the greater its reproductive contribution.

The trends in *S. occidentalis* and *C. tigris* suggest that larger samples would eventually demonstrate significant size differences between male and female yearlings (as in *S. graciosus*). Even so, it is not clear why the males should be larger as yearlings. In *S. graciosus*, at least, large size does not confer greater survivorship than females, as females survived better than males, 42 % versus 32 % to age two, 49 % versus 38 % to age three, and 42 % versus 22 % to age four (Tab. VI). If maternal energy allocation to offspring is equal among sexes, then male yearlings, in order to be larger than females must grow faster, presumably by feeding more actively. Males in *Sceloporus* establish larger home ranges than females, which they defend vigorously against other males (Blair, 1960 ; Ruby, 1978 ; Davis and Ford, 1983), so the larger the male, the more successful the defense. Accordingly, the demands on greater foraging and patrol, especially during the breeding season when males increase their home ranges (Ruby, 1978), increase the risks of predation and therefore decrease survivorship. On the other hand, gravid females compensate for reduced mobility by becoming less active, reducing home range size, and increasing crypsis (Bauwens and Thoen, 1981 ; Van Damme *et al*, 1989), all of which increase survivorship.

AGE SPECIFIC TAIL LENGTHS, BREAKS AND REGENERATION

Because of excessive tail breaks, adequate sample sizes to determine age and sex-specific differences in normal tail length were available only for *S. graciosus* (Fig. 9). In all age groups, the normal unbroken tail was consistently longer than the body. Among male yearlings, body length averaged 44.4 mm and tail length 61.6 mm, and among females, 45.8 and 64.8, respectively. The tails averaged 1.34 and 1.41 longer than the body, respectively. At age two, male body length averaged 60 mm and tail length 80.5 mm. The tails averaged 20.5 mm longer than the body (1.34). Among the two year-old females, body length averaged 58 mm and tail length 83 mm. The tails averaged 25 mm longer than the body (1.43). Therefore, in both sexes, the ratio of tail length to body length remained essentially constant with age. In *S. olivaceus*, Blair (1960) found that the tail becomes relatively longer at maturity, increasing from 1.3 in the hatchlings to 1.6 in adults.

In both sexes, the tails stopped growing after the second year. In males, tail length increased only 1 mm from the second to the third year (80.5 mm to 81.5 mm), and in females only 4 mm, (83.0 mm to 83.4 mm). The frequency of tail breaks was greater among non-surviving yearlings than among survivors, 37 % versus 24 % in males (c2 contingency test, $P > 0.10$), and 31 % versus 12 % in females ($P < 0.025$), suggesting that tail loss during the first year contributes to mortality. Although not significant, the frequency of tail breaks in both survivors and non survivors was greater among males than among females, 24 % versus 12 % in the survivors and 37 % versus 31 % in the non survivors, suggesting that males are involved in more interspecific fights or predator attacks than females. Blair (1960) found that females of *S. olivaceus* are tolerant of other females, but fighting males attempt to break each others tails. However, the much higher frequency of tail breaks among non-surviving females compared to survivors (31 % versus 12 %) suggests that females may also fight with each other. In both sexes, most of the breaks were located towards the base of the tail, ranging more or less evenly from the middle to the vent. If some of these breaks were due to biting, the bites were intended to break as much of the tail as possible. Because tails are important for balance and predator escape (Blair, 1960 ; Tinkle, 1967), the greater the portion lost, the greater should be the risk of predation, and the lower the ability to compete for resources.

SEX RATIO AND SEX SPECIFIC SURVIVORSHIP

The ratio of males to females in each yearly population of all the species examined exhibits considerable variation from year to year, although the average for all years was essentially equal (Tab. VII), especially for *S. occidentalis*. In *C. tigris*, males were overall slightly more abundant than females, but females tended to live longer, four surviving to the fifth year and two to the sixth. The latter were two years old when captured, so they each lived seven years. In comparison, only two males lived to the fifth. Although the yearlings cannot be sexed in *C. tigris*, the sex ratio of those that survived to age two shows a slight predominance of males (16 to 12, Tab. VI), suggesting that more males are produced at birth. In *S. graciosus* males outnumbered females significantly in 1979 (45 to 33) and 1980 (52 to 30), whereas in *U. stansburiana* females outnumbered males in 1978 (36 to 24), 1983 (27 to 20), and 1984 (23 to 14, Tab. VII). Analysis of the cohort sex ratios in *Uta stansburiana* (Tab. VIII) shows that the excess of females in 1978 occurred among the new adults (34 to 21) and the difference was significant ($1978 : \chi^2 = 3.07$, $0.1 > P > 0.05$). Since most of the new adults are yearlings, the extra females were probably

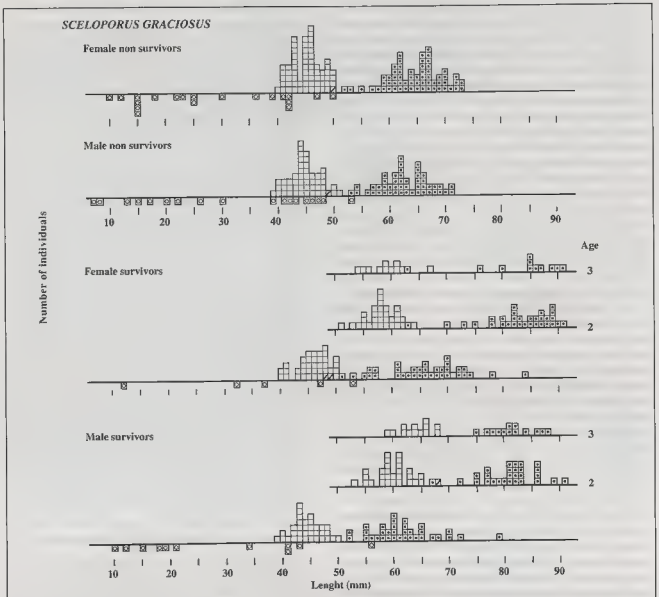


FIG. 9.– Age specific snout-vent length and tail length in *Sceloporus graciosus*. Open squares represent snout-vent length, dotted squares tail length and circled squares broken tails. Slash represents overlap between body and tail length.

produced at birth. On the other hand, the excess of females in 1983 and 1984 occurred among the old adults (14 to 5 and 10 to 2 respectively), and the differences were significant (1983 : $\chi^2 = 4.3$, $P < 0.05$; 1984 : $\chi^2 = 5.3$, $P < 0.05$). Also, in both years the females outlived the males, suggesting that as adults, females survive better than males. This is strongly supported by the total survivorship of the population. Of the 105 individuals that survived to the second year, 62 were females and 43 males ($\chi^2 = 3.4$, $01 > P > 0.05$). Of the 21 that survived to the third year, 14 were females and 7 males ($\chi^2 = 2.3$, $0.20 > P > 0.10$), and the only four that survived to the fourth were all females.

Although the sample sizes inherently decrease with each succeeding generation, the trend is clear. More females tend to be born than males, and they survive better. In none of the years when females predominated, was the population density the highest or lowest, so population size does not seem to be correlated with the changes in sex ratio. It is also unlikely that differences in annual temperature are responsible since the monthly averages were very similar during the incubating months (see DENSITY AS A FUNCTION OF CLIMATIC VARIATION). The higher survivorship of females is probably related to differences in behavior between the sexes. Males are much more territorial, and therefore must spend more time patrolling and defending the territory, which increases their risk of predation (TINKLE, 1967)

The pattern of higher female survivorship is also apparent in *S. graciosus*. However, the sex ratio disparity appears to be

correlated with population size : the larger the population, the greater the number of males (see 1978-1980, TAB VII) Analysis of the cohort sex ratio (TAB. VIII) shows that the extra males were derived almost exclusively from yearlings, suggesting that more eggs developed into males. In 1978 the ratio of females to males in the yearlings was 17 to 23, in 1979 : 7 to 15, in 1980 : 16 to 32, and in 1986 : 16 to 22. The total for all years from 1977 to 1986 was 123 to 156, males outnumbering females significantly (χ^2 = 3.9, P < 0.05). In comparison, the same life time ratio in the new adults was 47 females to 47 males. and in the old adults 119 to 105. The preponderance of females among the old adults supports the age-specific survivorship data showing that females live longer than males. Of the total 125 female and 147 male yearlings captured from 1976 to 1985 (TAB. VI), 53 (42 %) and 47 (32 %) survived to age two respectively, 26 (49 %) and 18 (38 %) survived to age three, 11 (42 %) and 4 (22 %) to age four, and 4 (36 %) and 2 (50 %) to age five.

Thus, the sex specific survivorship of the yearlings also supports the trend apparent in the sex ratios of the populations (TAB. VII) indicating that survivorship is indeed greater in females, despite the fact that males are initially more abundant. While the costs of bearing clutches may be great (VITT and CONGDEN 1978, BAUWENS and THOEN 1981), those of searching for mates and defending territories are apparently greater. The higher survivorship of females in *S. graciosus* supports the prediction by Vitt and CONGDON (1978) that during pregnancy female lizards should be less active and more cryptic to avoid predation

AGE CLASSES

The most difficult species to quantify according to age classes is *U. stansburiana* because all individuals reach sexual maturity in the first year, the different age classes are similar in size, and there is substantial overlap between them (FIG. 8). An alternate method for estimating the number of individuals in each age class is to use the composition of the two cohorts in the population (old and new adults) and the mean population survivorship for all years (TAB V), assuming a life expectancy of three years. Only four individuals survived to age four out of 475 (0.8 %), so only three age classes are considered. The mean survivorship of all populations to the second year (TAB. V) was 23 %, and to the third 5 %. The variables needed are : N = to the total population of new individuals in any given year, S2 = mean survivorship to the second year (.23), S3 = mean survivorship to the third year (05), NS = survivors from the new adults of the previous year, and OS = survivors from the old adults of the previous year (see FIG. 5). The following formulas calculate the number of individuals in each age class as follows : N - S2(N) = age one, S2(N) - S3(N) + NS - NS(S2) = age two, S3(N) + S2(NS) + OS = age three.

An alternate method considers the actual survivorship of the populations from which the survivors were derived, and the potential number of 3 year olds among each new year's and the previous year's new adult category : Each year's total population (N) is comprised of two categories, new adults (N-X) and old adults (X). Of the old, some were survivors from new of the previous year (X-Y) now being at least 2 years old, and the others were from new of two years ago (Y) now being 3. Among those being at least 2 years old (X-Y) some were probably yearlings when first captured and would now be 3, but most would be 2. Hence, the number of 2 year olds should be proportional to the percent that were new in the previous year's total population (Z), since that percent represents the actual survivorship of the population of new ones from which they were derived. Therefore Z(X-Y) gives the number of two year olds among the old adults, the remaining of which are 3 (X-Y) (1-Z). Again, four year olds are not considered

Accordingly, among each year's new category (N-X) some would be survivors from previous years, but most would be yearlings since new individuals comprise the majority of each year's population (on average 77 %). As with those two or older among the old category, the number of yearlings in this group (N-X) should be equivalent to the fraction of new ones comprising the total population (N-X)/N, since both are survivors from the same year Therefore, that fraction multiplied by each year's new adults (N-X) gives the number of yearlings for that group (N-X)2/N. Likewise, the total number of new ones (N-X) multiplied by the remainder of the fraction 1 - (N-X)/N gives the number of individuals older than yearlings in the new adult category. Therefore the number of 2 year olds among these new adults would be proportional to the percentage of new (Z) among the old adults, since both are survivors of the same population Hence Z(N X)(1 - N X/N) equals the number of 2 year olds, and (1-Z)(N-Z) [1 - (N-X)/N)] gives the number that are 3.

Iteration for the other year-groups yields the following formulae for calculating each age class : yearlings = (N-X)2/N, 2 year olds = Z(X-Y) + Z(N X) [1 - (N X)/N], and 3 year olds = Y + (X Y)(1 Z) + (1-Z)(N-X) [1 - (N-X)/N)]. The variables needed are N, X, Y and Z, where N = total population, X = total old, Y = survivors from the old adult category of the previous year, and Z = percent composition of new adults in the total population of the preceding year. For 1981 these would be N = 95, X = 16, Y = 4, and Z = .78 (see FIG. 5). From 1978 to 1986 the mean method averaged the following one, two and three year age classes : 316, 144, and 65 ; and the specific method 324, 139, and 62 (TAB. IX) The percentages are : 60, 27, 13 ; and 62, 27, 11 respectively.

Calculating age classes for the long-lived species is simplified by the fact that approximately one half of each year's population consists of yearlings whose age is known precisely. So with each passing year the age structure of the old adult category becomes more certain. Also, for each species, some of the new adults can be confidently assigned to age 2. This is because the greatest growth rate occurs between ages 1 and 2, resulting in virtually no overlap between these two age classes (FIG. 8). Also, in *C. tigris* and *S. occidentalis*, the majority of the 2 year age class does not overlap with the minimum size of the 3 year age class. By taking these facts into consideration, the age of most individuals can be determined

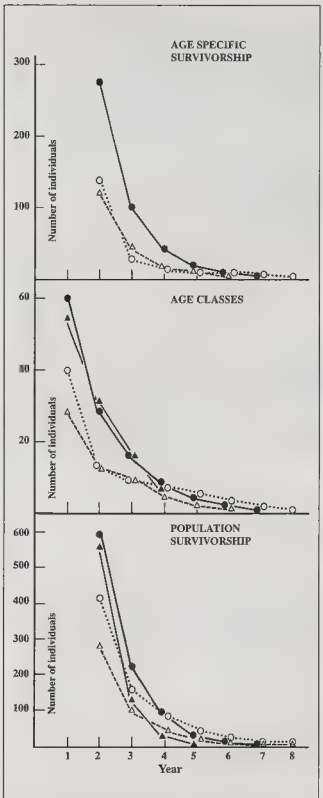


FIG. 10.– The relationship between age-specific life expectancy, age class distributions and population survivorship. Data from tables 3, 5, and 9.

fairly accurately, and this was the general method employed for arriving at the annual age class distributions shown on TAB IX. See TAB. X and the description below for a specific example.

The 1980 population of *S. graciosus* consisted of 28 old and 54 new individuals Of the old, 17 were survivors from marked yearlings of previous years. Of the remaining eleven, seven were estimated to be 2 years old when captured (TAB. X). Based on the growth rates of all yearlings that survived to age two, (FIG. 8) most were between 54 mm and 58 mm in SVL. The remaining four old adults were greater than 58 mm (59, 59, 60, 61) and therefore could not be accurately aged. Nevertheless, based on their original length, their subsequent growth and longevity, they were all estimated to be 3 years old at capture (TAB. VII). Of the new, 48 were yearlings and six were new adults, two of which were in the two year size class. The remaining four were larger than 58 mm ; three were estimated to be four years old and one four Thus of the total population of 82, 64 were positively yearlings, and nine were two years old by SVL, giving a total of 73 individuals of known age (89 % of the total population).

The average distribution of size classes for all years for the long-lived species was as follows : Of an average population size of 40 individuals in *C. tigris*, 13 were age one, 9 age two, 7 age three, 5 age four, 3 age five, 2 age six, and 1 age seven. Of 28 *S. occidentalis*, 12 were age one, 9 age two, 4 age three, 2 age four, .6 age five, .3 age six, .2 age seven and .1 age eight. Of 60 *S. graciosus*, 28 were age one, 16 age two, 8 age three, 4 age four, 2 age five, and 1 age six. Of 60 *S. graciosus*, 28 were age one, 16 age two, 8 age three, 4 age four, 2 age five, and 1 age six. In *C. tigris*, each succeeding age class tended to comprise 20-30 % of the previous one, whereas in the two *Sceloporus* they tended to comprise 40-50 % These distributions are very similar to the age-specific and population survivorship values of each species (FIG. 10), demonstrating the direct correlation between life expectancy and age classes. Thus, even without knowing specific ages, the distribution of age classes and the age-specific longevity of a species can be estimated by simply tracing any population to the end. The yearly reduction in numbers reflects both longevity and age classes

POPULATION DENSITY AND BIOMASS

The total biomass of all species in the plot averaged 596 g per hectare (TAB. XI, FIG. 11), but fluctuated considerably from a high of 750 g/ha in 1977 to a low of 397 g in 1984, corresponding closely with the fluctuations already described for population size. The average density of all species combined was 74 individuals per hectare, ranging from a high of 96 to a low of 49. Specifically, *C. tigris* averaged the greatest biomass (236 g per hectare), which almost equaled the combined biomass (264 g) of the two *Sceloporus* species (*S. occidentalis* = 136 g per hectare and *S. graciosus* 128 g), despite its much lower density, 16 individuals per hectare compared to 24 and 11 for the two *Sceloporus* respectively. In part, this is due to its larger size, but also to the fact that most are adults, so each individual averages

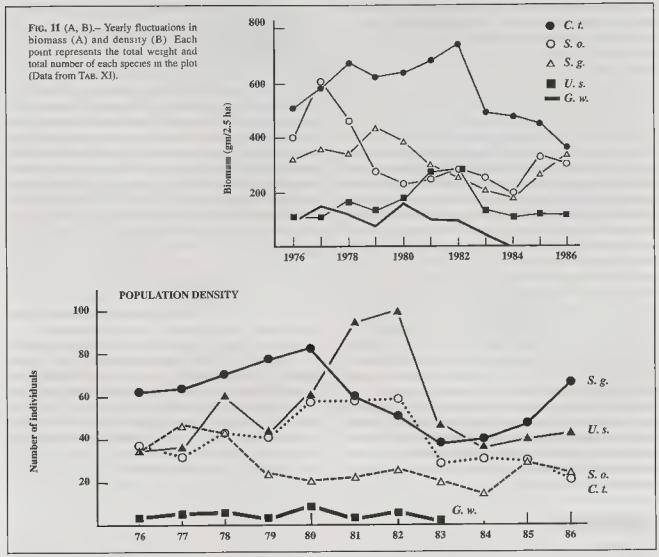


FIG. 11 (A, B).— Yearly fluctuations in biomass (A) and density (B) Each point represents the total weight and total number of each species in the plot (Data from TAB. XI).

more weight, 14.75 g compared to 5.3 g and 12.36 g respectively. Also, *C. tigris* is more compact and muscular, so it has greater mass per unit of girth. Consequently, even though *S occidentalis* is more chunky, the two have the same mass per unit of length, 21 g/mm (TAB. VI, two and three year old males only) This same measurement for *S. graciosus* is .12 g/mm, and for *U. stansburiana* only .07 g/mm.

Conversely, although *U. stansburiana* was the second most abundant species (22 individuals per hectare), it had the lowest biomass (64 g per hectare) due to its small size. Still, during 1981 and 1982, when its population peaked at 95 and 100 individuals respectively, its biomass exceeded that of one or the other of the two *Sceloporus* species, 276 g compared to 257 g for *S. occidentalis* in 1981, and 300 g compared to 276 g for *S. graciosus* in 1982. As discussed previously, 1981-82 were the two years when *S. graciosus* declined dramatically. Conversely, during the years when *U. stansburiana* experienced its lowest biomass, both *Sceloporus* species attained their highest, suggesting interference competition between these two genera. On the other hand, *U. stansburiana* and *C. tigris* attained their lowest and highest simultaneously (1981 : 276 g and 718 g respectively, and 1982 : 300 and 786 g), suggesting not only absence of competition between them, but also that the two in tandem affect the density of *S. graciosus*, which in turn seems to affect the density of *S occidentalis*.

The greatest decline in biomass of *S. occidentalis* (from 638 g in 1977 to 287 g in 1979) occurred prior to the maximum attained by *U. stansburiana* and *C. tigris*, but coincided with the maximum attained by *S. graciosus* in 1979 (458 g) These two congeners, although differing considerably in size, averaged the most similar biomass (136 g versus 128 g), which along with their similar foraging strategies suggests maximum competition between them. This is partly supported by the fact that they alternated with each other in biomass dominance, *S. graciosus* dominating during peak density years (1979-1981, 1986), and *S. occidentalis* the rest of the time. Also, the differences between them were much greater than those with the other species, which they barely overlapped (FIG. 11). For instance, when

S. occidentalis peaked in 1977, it surpassed *S. graciosus* almost two fold (638 g versus 369 g), whereas it barely surpassed *C. tigris* (638 g versus 608 g). Similarly, when *S. graciosus* peaked in 1979-80 it surpassed *S. occidentalis* also almost two fold (406 g versus 234 g), but did not overlap either of the other two species.

The terminal trend in 1986 suggests that *S. graciosus* would again surpass *S. occidentalis*. If so, these two congeners probably alternate in biomass dominance through time, each dominating the other as conditions become favorable for each one. However, *S. occidentalis* normally maintained the greatest biomass of the two, even though *S. graciosus* was twice as numerous (24 to 11 per hectare). Such a pattern of alternating dominance could complicate some current interpretations of lizard community structure based on instantaneous samples (e.g. PIANKA, 1986). Of all the species, the two most abundant ones (*U. stansburiana* and *S. graciosus*) maintained the least biomass. This pattern does not conform with traditional food chains, in which the greatest biomass is maintained by the most abundant species. However, among the five species, the largest (*Gambelia wislizeni*) maintained the lowest biomass, which does conform to traditional food chains. The leopard lizard is not only the largest but is also the top predator, preying on the other four. In terms of feeding strategies, the widely foraging species, *C. tigris*, maintained the highest biomass, almost equaling that of the two dominant sit-and-wait types, but in terms of size, the largest and the smallest species maintained the lowest biomass. Because yearlings contribute much less to biomass than adults (TAB XII), even though they may be more abundant, biomass is a much better measure of the impact of species on each other and on the environment than is density

REPRODUCTION

Although the clutch sizes given in TAB. XIII were derived from relatively small samples, they conform well with those listed for the same species by previous works (see TINKLE, 1967, for a review). An interesting pattern among the six species examined in this study is the lack of a correlation between large body size and large clutch size. In fact *C. tigris*, which is the second largest, exhibits the smallest clutch size, smaller even than *U. stansburiana*, but in terms of yolk mass, it produces the largest eggs for its size as determined from the largest preovulatory oocytes present in the ovary. Such oocytes yield a much better measure of reproductive output than do eggs in the oviduct which may exhibit considerable variations in size depending on their length of time *in utero* (CUELLAR, 1984). Another pattern among these species regards the size of the preovulatory oocytes relative to body size. In general, the larger the body the larger the oocyte. However, while *Phrynosoma platyrhinos* is considerably larger than *S. graciosus* their oocytes are the same size, but *P. platyrhinos* produces a larger clutch. Exactly the same parallel exists between *C. tigris* and *G. wislizeni*. Both produce the same amount of yolk per oocyte but the larger species produces the largest clutches. Although *C. tigris* produces the smallest clutch, it maintains the highest biomass

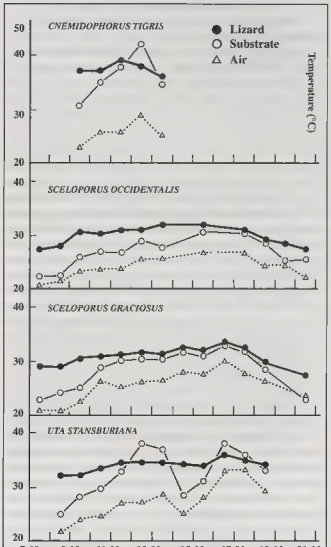
I did not determine the number of clutches laid by each species nor age-specific fecundity. However, analysis of the number of reproductive females during the census period for every year of study (TAB. XIV) shows that older individuals are more likely to be reproductive. This pattern is weakest in *S occidentalis*, possibly because of its depressed population size, which drastically reduced the size of the older age classes. In *U stansburiana* the greater tendency of older individuals to be reproductive might be more conspicuous if age could be more precisely ascertained. Of all 276 females *U. stansburiana* that were palpated during the eleven years, 126 were not gravid, 134 had oviducal eggs and only 16 had ovarian oocytes. Possibly, some of the non-gravid ones had already laid a first clutch. A single *U. stansburiana* examined on May 29, 1977 had oviducal eggs, suggesting that the first clutch may be laid as early as May TINKLE (1967) estimated three clutches for this species in Colorado Two *S. occidentalis* examined on the above date were also gravid, one having large preovulatory oocytes and the other oviducal eggs. Of seven female *C. tigris*, none was gravid.

Except for *U. stansburiana* which reproduces within the first year, reproduction in the others begins at age two. In both species of *Sceloporus*, the two year age class contributed about one half of the first clutches, and both species had many more clutches in the oviducts than in their ovaries, (54 oviducal and 7 ovarian in *S. graciosus*, and 28 oviducal and 7 ovarian in *S. occidentalis*). In *C. tigris*, the two and three year age classes, and the fourth and fifth combined contributed approximately one third each of all the clutches, so reproductive investment was more or less equally distributed among all the age classes

Because in some years more *C. tigris* are ovarian than oviducal and because for all years both of these stages are equal (30 oviducal clutches versus 32 ovarian), *C. tigris* is the last to commence reproduction, or else requires the longest time to mature the eggs Otherwise most of the clutches would be in the oviducal stage. *C. tigris* is known to lay only one clutch at this latitude (TINKLE, 1967), so the ovarian eggs probably represent the first clutch Assuming a retention period in the oviducts of about fifteen days, these oocytes would represent the clutches of mid-June detected during the study period. Yearly variations in the onset of vitellogenesis as noted here would account for the predominance of the ovarian stage in some years and the oviducal in others. While the proportion of reproductive individuals increases with age, the total investment of the older age classes is less than that of the young ones because there are more individuals in the latter (TAB. IX).

TEMPERATURE AND DIEL ACTIVITY

Air temperatures remained consistently lower than both body and substrate temperatures throughout the day (TAB. XV, FIG. 12). In all species the body temperature was significantly higher ($P < .001$, MANN WHITNEY) than the substrate during the



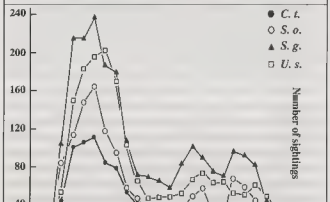


FIG. 12.– Lizard, substrate and air temperatures at hourly intervals throughout the day. Data from table 15

FIG. 13.– Lizard diel activity. Data from the total number of sightings during the entire study period

early morning (7:00-10:00 a.m.), but the substrate equaled or exceeded the body temperature by noon. Except for a slight decrease during the early morning, body temperatures remained essentially constant throughout the day (10:00 a.m - 6:00 p.m.) averaging 33°C in *S. occidentalis*, 34°C in *S. graciosus* and *U. stansburiana*, 37.5°C in *G. wislizenii* and 37.7°C in *C. tigris*. The highest temperatures recorded for these species were 38°C, 38°C, 38°C, 39°C, and 43°C, respectively.

The lowest body temperatures of *S. graciosus* and *S. occidentalis* in the early morning averaged three degrees lower than the preferred, 30 versus 33, and 29 versus 32 respectively, suggesting either that the preferred body temperature is maintained relatively constant throughout the night, or that the lizards absorb heat rapidly upon emergence. These two species also maintained body temperatures consistently higher than the substrate (rocks) throughout the day. However, after rock temperatures equaled body temperatures at noon, the lizards maintained a body temperature just slightly higher than the rocks. Since rock surfaces exposed directly to the afternoon sun become much hotter than the lizards, and surfaces in the shade may be cooler, the lizards apparently select sites having virtually the same heat as the their optimal body temperature, suggesting that most of the heat obtained by these two species during the afternoon is from the rocks.

In *U. stansburiana*, the difference between the early morning and the preferred body temperature was only two degrees (32 versus 34), and its body temperature was higher than in *Sceloporus* by 2-3 degrees. Due to its much smaller body size, this species absorbs heat faster. Also it basks on the ground, which heats up faster than the rocks (TAB. XV), and gets much hotter. Accordingly, during the hottest part of the day its optimal body temperature tended to be cooler than the substrate, presumably by avoiding the open ground. The body temperature of *C. tigris* upon emergence in the morning (37.4°C) was virtually the same as its optimal temperature (37.7°C), having acquired most of the heat underground prior to emergence. This is the only species that elevates its body temperature in the burrow, exposing only the head. Therefore, basking after emergence serves mainly to maintain the optimal temperature, rather than to elevate it, as in the others.

Similar findings of thermoregulatory behavior, constancy of body temperature, and the relation between optimal and ambient temperatures have been reported for many other species of lizards (See BRATTSTROM, 1965 ; AVERY, 1982 ; HUEY, 1982 and HUEY and PIANKA, 1977 for reviews). Several studies have shown that high altitude lizards also regulate their body temperature above ambient, and within narrow limits (PEARSON and BRADFORD, 1976 ; BURNS, 1970 ; PEREZ-MELLADO, 1982 ; BAUWENS *et al.*, 1990): One high altitude species from the

Mediterranean (*Lacerta bedriagae*) averaged 18°C higher than the ambient (33°C versus 15°C) during early June (Bauwens *et al*, 1990), compared to only 8°C in *S. occidentalis* from this study (33°C versus 25°C) during mid June (Tab XV) although, *C. tigris* averaged 14°C higher (37 versus 23) in the early morning

Based on the number of individuals sighted throughout the day (Fig. 13), the greatest period of activity for all species occurred between 10:00 a.m. and noon, with most reaching peak activity at 11:00 a.m. *C. tigris* had the shortest activity, averaging about three hours from 9:30 a.m. to 12:30 p.m., after which the majority retired underground for the rest of the day. In contrast, the other species remained active throughout the day, although their afternoon activity was considerably reduced, reaching minimum around mid-day (2:30 p.m.), and then rising slightly again in the afternoon. The *Sceloporus* seemed to display two distinct afternoon activity periods, one peaking at 4:00 p.m. and the other at 6:00 p.m. *U. stansburiana* was active more or less evenly until 6:00 p.m., after which activity declined for all species.

POPULATION DENSITY AS A FUNCTION OF CLIMATIC VARIATION : A GENERAL ANALYSIS

Excluding *Gambelia wislizeni*, which normally had very low density (Tab. XII), population density in the remaining species increased more or less uniformly during the first three years of study (Fig. 5). In 1979, however, the population of *S occidentalis* declined dramatically, from 43 individuals in 1978 to 23 in 1979, a reduction of almost 50 %. *U. stansburiana* also declined substantially at this time, losing approximately one third of its population. However, *C. tigris* was not affected and *S graciosus* actually increased, so whatever caused the crash in 1979 did not have the same affect on all the species. Analysis of the Callao temperature data (Tab XVI) shows that the previous winter (1978-79) was the third coldest on record during 21 years of censusing at the Callao Station (1965-1985). The average temperature for the months of December (1978), January and February (1979) was -11.23°C. The second coldest winter occurred before this study (1972-73), averaging -13 45°C and the coldest occurred in 1983-84, averaging -18.00°C. The average for all winters was -2.9°C. According to Mr. George Douglass, a resident of Snake valley, the ground froze to a depth of 1 M at his ranch in January 1979, rupturing water lines throughout this region. The Douglass ranch is located about three kilometers south of this study at the same elevation.

If cold was responsible for the population crash of 1979, the lizards probably died during hibernation, presumably from freezing. Both the yearlings and old adults of *S. occidentalis* declined more or less equally. However, in *U. stansburiana* only the new adults declined, most of which are yearlings The number of old adults almost doubled, so only the younger individuals were affected. Essentially this same trend occurred in *S. graciosus*. Even though the total population increased (Fig. 5), the yearlings declined dramatically. However, such yearlings had to survive the previous summer in order to hibernate, so their losses could also be related to the summer conditions of 1978.

Temperatures during the months of May through August 1978 were normal, but precipitation was abnormally low, averaging only 0.63 cm, with no moisture being recorded during June (Tab. XVII). This was the second driest period recorded at the Callao Station in 21 years, and was related to a severe drought extending throughout western North America that summer. However, the previous summer (1977) had been exceptionally wet in Snake Valley (3.12 cm). According to the NOAA Climatological Data Annual Summary (1979-1985) the sage cover of this region (Juab County) was more « green and dense » than in previous years.

The overall improvement in vegetation in 1978 could also reflect greater insect prey abundance for the lizards, suggesting that food was not a limiting factor. However, the severe lack of moisture would almost certainly delay, if not altogether halt, egg deposition and hatching of many prey species, hence reducing food abundance, despite the reported range improvement. More directly, the incubating lizard eggs themselves could have perished from dehydration. Most of the eggs are laid during June (see *Reproduction*), corresponding exactly with the height of the drought. Even if reproduction had been optimal that summer, only those eggs deposited at maximum depth or in exceptionally shaded areas would have survived.

Therefore, the population crash of 1979 could be more related to nesting or food conditions than to a winter kill. This is partially supported by the lack of mortality during the winter of 1983 84. Despite the fact that such a winter was almost seven degrees colder (-18.0°C), it did not reduce the populations appreciably. In fact, the number of *S. graciosus* yearlings almost doubled. If cold alone had been responsible for their decline in 1979, a similar crash should have occurred in 1984. The major difference between these two extremely cold winters is that one was preceded by a severe drought and the other by a wet summer. The summer of 1978 (May through August) averaged only .63 cm rainfall, while that of 1983 averaged 2 67 cm, considerably more than the average for all summers (1.77 cm).

Similarly, the winter of 1984-85 was also very cold (-11.62°C) but was preceded by a very wet summer (2.92 cm). As expected, population density increased in 1985, especially in *S. occidentalis* and *U. stansburiana*, the ones that had experienced the greatest losses in 1979. Also, in both of these species the greatest increase occurred among the yearlings. Therefore, cold of itself does not seem to affect wintering survivorship. If so, it was the summer drought of 1978 that caused the crash, presumably through dehydration of the incubating eggs. But why were the eggs of *C. tigris* not as severely affected, as evidenced by the increase of its yearling crop in 1979 ? *C. tigris* is the only truly fossorial lizard in this community, excavating extensive burrow systems, and spending most of its time underground (about 20 h/day). Presumably, it also uses these same burrows for egg laying, which could provide maximum protection from dehydration. The other species probably lay their eggs closer to the surface, and are therefore more likely to perish from dehydration

After the population decline of 1979, *U. stansburiana* recovered rapidly, rising steadily for the next three years until 1982, when it peaked at 100 individuals, the maximum achieved by this species during the eleven years of study. *S. graciosus* also began rising at the same time, but then declined sharply in 1981, seemingly in response to the rapid growth of *U. stansburiana*, which more than doubled its population in just two years, from 43 individuals in 1979 to 95 in 1981. The greatest loss in *S. graciosus* occurred among the yearlings, declining from 48 in 1980 to 28 in 1981. Exceptional precipitation during the spring of 1980 suggests that the decline was not due to a decreased production of hatchlings that summer. On the contrary, abundant moisture would have improved reproductive output and incubating conditions, producing many hatchlings in all the species. However, such an increase would have intensified food competition among them, perhaps swamping out the less abundant ones.

Although *S. graciosus* was more abundant than *U. stansburiana* in 1980 (82 versus 60), only 15 of its 52 females were adults. The remaining were non-reproductive yearlings. In comparison, all 24 female *U. stansburiana* were reproductive. Potentially the 15 adults could produce 75 eggs (mean = 5/clutch, see TAB. XIII), compared to 96 by *U. stansburiana* (mean = 4). However, *U. stansburiana* can lay more than one clutch per season (see *Reproduction*), so its hatchlings would have been more abundant. The following two years (1981-1982) were even worse for *S. graciosus*, having only 14 and 13 adult females respectively, compared to 51 and 49 by *U. stansburiana*. The difference in egg production would now be triple, even excluding multiple clutches. Accordingly, the *S. graciosus* yearlings continued declining in 1982, though slightly, from 28 to 25 individuals. In 1983 they dropped to their lowest level (13), possibly in response to the highest density (100) achieved by *Uta stansburiana* the previous year (FIG. 5).

During this same period (1980-1982) *C. tigris* had also reached peak abundance, due largely to its yearlings, which more than doubled, from 14 in 1979 to 29 in 1980-81, suggesting also a huge production of its hatchlings the previous year, intensifying the competition for hatchling food. In addition, yearling *C. tigris* also compete with adult *S. graciosus* at the end of the summer, when they reach the same size, and may even outgrow them. *C. tigris* yearlings exhibit the fastest growth rate of all the species, tripling their weight by the next spring and weighing twice as much as *S. graciosus* (FIG. 8 and TAB. VI). Therefore, *C. tigris* might not only affect the hatchlings of *S. graciosus*, but also the yearlings and adults, all of which it overlaps in size during its growth to the second year. Since both *C. tigris* and *U. stansburiana* reached their maximum density as *S. graciosus* started to decline, then both may have contributed to the decline, the latter affecting mainly the yearlings, and the former the adults.

In 1983, following the maximum population growth achieved by *C. tigris* and *U. stansburiana*, all of the species declined simultaneously. This was the only time during the entire study when all of the species declined at once. This was also the wettest year ever recorded in the state of Utah in 135 years (STEPHENS and ARNOW, 1987), which was part of a record five year wet trend. From 1982 to 1986, the Great Salt Lake rose an astonishing 3.6 m, largely from melting snow. The greatest snowfall occurred during the winter and spring of 1983, averaging four times greater than normal in the Great Salt Lake drainage basin (ARNOW, 1983). The spring was also unseasonably cool, delaying the snow melt by more than one month until the end of May (ARNOW, 1983).

Concerning this crash, the most logical explanation is that the huge snowfalls of that spring, and the unusually cool weather, delayed emergence of the lizards from hibernation. Small individuals or those with insufficient energy reserves perished underground unable to survive the extended spring. This is supported by the fact that the smallest species, *Uta stansburiana*, suffered the greatest decline, losing 56 % of its population. Also, the greatest losses in all four species occurred among the yearlings. Indeed, this was the only year when *C. tigris* did not produce a yearling crop. Hence, only the smallest species and the smallest individuals within each species perished.

Analysis of the weather data from Callao shows that precipitation during that winter-spring was the second highest recorded, averaging 7.04 cm from December 1982 through May 1983. Precipitation during this same period in 1978 was greater than in 1983 (8.53 cm), in fact the most ever recorded in the Callao station. Yet, all of the yearling populations actually increased, so heavy snowfall was not the sole reason for the decline in 1983. Analysis of the temperature data between these two periods shows that 1978 was nearly twice as warm (4.9°C) as 1983 (2.7°C). In fact, the four month period from December through March of 1978 was the warmest ever recorded in 21 years, undoubtedly melting the snow pack early, thereby allowing the lizards to emerge early from hibernation.

Cold of itself, however, as pointed out earlier, does not seem to affect winter survival. For instance, even though January and February of 1984 were the coldest ever recorded (-9.11°C and -7.67°C respectively), the yearling populations of *C. tigris* and *S. graciosus* actually increased, while the new adults of *U. stansburiana* (mostly yearlings) decreased only slightly. Surprisingly, this was the only year in which the old adults of all the species declined simultaneously, seemingly in response to the cold snap. Nevertheless, such a decrease cannot be solely attributed to cold, since the old adults continued dwindling afterwards for two or three years, despite a warming trend, and increasing precipitation.

At the same time, Rangeland Pest Surveys conducted by the U.S. Dept. of Agriculture (APHIS-Animal and Plant Health Inspection Service) revealed a progressive improvement in the vegetation of this region (Juab County), resulting from the increasing wet trend. The August 1980 survey describes the rangeland as « *mostly in excellent condition.* », August 1981 : « *Mostly good cover...* », July 1983 : « *Vegetation much better than usual, moisture good* », and for 1984 « *Very moist this year.*

Record high vegetation, ideal for hoppers. » Similar, but more specific vegetation changes were recorded by this study (TAB. XVIII). Of the 25 plant species enumerated, three increased dramatically : Gaileta Grass, Cheat Grass, and a mustard. Galleta is a perennial and the others are annuals. Cheat Grass was the first of the three species to germinate in response to the extra moisture, forming a dense carpet in many parts of the plot beginning in 1980. It remained dominant until 1983 when the mustard population suddenly exploded, increasing from none in some of the quadrants to as many as fifteen to thirty thousand in others (TAB. XVIII). Mustard seeds apparently require greater moisture than Cheat Grass, since the majority germinated during the wettest year.

The mustards flourished again in 1984, though not as abundantly, and then disappeared in 1985, seemingly in response to the sudden growth of Galleta Grass beginning in 1984, which became the dominant species thereafter. Unlike the growth from seeds of the other two species, most of the new Galleta growth came from runners of the parent plants. The delayed emergence of this native perennial species, and its vegetative form of propagation, suggests that most of its new growth is first invested in roots. Also, the successional pattern observed suggests that Galleta grass, in the absence of overgrazing, would ultimately replace the two annuals, one of which (the cheat grass) is an introduced species. Galleta is the dominant climax grass species in this valley

Following this general improvement of the desert vegetation, the APHIS surveys (« stop maps ») noted a dramatic increase in the grasshopper populations in western Utah. From 1980 to 1983 the grasshopper density was fairly constant, averaging about 1-2 individuals per sq. yd. In 1984, the density increased to about 8 per sq. yd., and in 1985 it rose dramatically to 40-50 in many areas of the valleys. The Rangeland Pest Survey of July 25, 1984 in Juab County noted « *Record # of hoppers. Damage of range very heavy especially in desert areas... much need for control.* » The species recorded by the survey were *Melanophus sanguinipes*, *M. bivattatus* and *M packardi*.

A similar grasshopper explosion was recorded on the lizard plot by this study, but it occurred suddenly in 1984, as many as 50 per m2. being estimated in some of the grassy areas. Most were small individuals, about 6 to 7 mm, probably young instars hatched a few days before. The grasshopper density remained fairly high in 1985, about 25 per m^2., and then declined more or less to the level of 1986. In both of the high density years (1984-85), we observed the lizards feeding almost exclusively on grasshoppers, taking advantage of this easily captured and immensely abundant resource. This was the only time during the study when green chlorophyll stains were observed on the lizard's snouts from the dribbling grasshopper juices.

The following year (1985), all of the yearling populations increased, presumably in response to the exceptionally abundant food supply Also all four species showed either the highest average body weight or the largest snout-vent size of any year in the history of the study (TAB. XII). The low lizard population densities prevailing at this time, coupled with the abundant food supplies, undoubtedly decreased both intra- and interspecific competition for food, allowing the lizards to achieve their maximum size. A similar, but much more dramatic increase was noted in the Robber Fly populations (Family Asilidae), which also were observed feeding almost exclusively on grasshoppers. The fly density in 1985 was roughly three to four times greater than the previous year, suggesting that these insect predators track the food supply much faster than the lizards

The lizard populations also seemed to be increasing in response to the extra food, especially *S. graciosus*, but the study was terminated before this productive period could be followed to the end. Yet, it is clear that from 1984 to 1985 the lizards were increasing very slowly, despite the abundant food supply, and only *S. graciosus* increased substantially in 1986. Thus, lizards either track the resources very slowly, or some factors other than food were intervening during this period. Judging from the rapid population growth of *U. stansburiana* from 1979 to 1981, this species has the potential to respond much faster than it did in 1985-86. Also, although the new adults of *U. stansburiana* did show a slight increase during these two years, the old adults had been declining steadily since 1982, suggesting that the slow recovery was related to constraints imposed prior to 1984. This was also supported by *C. tigris*, whose old adults had been declining since the crash of 1983, and continued to do so until the end of the study in 1986, despite the overall improvement of the habitat

Similarly, *G. wislizenii* disappeared entirely in 1984, following the crash of 1983, although its density had always been low, averaging only about three individuals per year, mainly adults Both *G. wislizenii* and *C. tigris* maintain enormous home ranges compared to the others. Conceivably, during periods of high food abundance, territories shrink due to reduced foraging needs, hence decreasing population density on the study plot. Individuals whose home ranges barely overlapped the study previously, but were still included in the counts, would no longer be observed, having condensed their movements towards the center of their ranges outside of the study plot. If this occurred, the overall population size of these large lizards may not have actually decreased. FERGUSON *et al* (1983) showed that supplementary feeding of wild hatchling *Sceloporus undulatus* significantly reduced their mean home range size compared to the controls

Yet, this would not explain the slow recovery time of the other species. Another factor to consider is that the adult population reached minimum density in 1984, just as the food resources blossomed. Perhaps there were not enough adults to produce a large yearling crop for 1985. However, *U. stansburiana* potentially could have done so, judging from its growth from 1979 to 1980. Also, 1984 was the only year in which the old adults of all the species had declined simultaneously, suggesting that the previous winter or summer had been exceedingly harsh. The winter of 1983-84 was indeed the coldest on record (Jan -9.11°C, Feb. -7.67°C) and the spring

of 1984 was unusually cool. It was also unusually wet. March and April received 5.81 cm, the largest amount ever recorded for these two months combined. Yet, the yearlings of *S. graciosus* almost doubled, and those of the other species did not decrease substantially. Therefore, the old adult reduction seemed more related to the summer conditions of 1983

In 1983 all of the lizards had emerged late in the spring, presumably weakened from the extra month in hibernation Although this spring had been exceptionally moist, and the vegetation was markedly improved, the Rangeland Pest Survey of July 25, 1983 notes that the grasshoppers « were at least six weeks late in hatching » and none were observed in June. The report further notes that in one area north of Nephi (central Utah), the grasshoppers « didn't show up until early August. » Assuming a similar trend in the study area, food resources were probably very scarce as the lizards were emerging from hibernation in 1983. This is partially supported by the lower than average adult body weight of three of the species, *C. tigris* (17.6 g versus 19.5 g), *S. occidentalis* (16.9 g versus 17 3 g), and *U. stansburiana* (2.9 g versus 3.0 g). Moreover, although June received above average precipitation (1.98 cm), July received the lowest amount ever recorded for that month in Callao (.15 cm), possibly causing the late grasshopper hatch that summer and exacerbating an already limited food supply.

Additionally, August of 1983 received the largest amount of precipitation ever recorded for that month (7.9 cm), comprising more than one third of the total for that year. Hence, the late emergence of the lizards in the spring, coupled with the scarcity of food resources in mid summer, exacerbated by a record dry July, and an exceptionally wet (and presumably cool) August, not only reduced the food supply but also the time to secure it Consequently, some of the already weakened lizards entered hibernation with only the minimal fat stores. Then, the ensuing winter of 1983-84 was the coldest ever recorded, followed also by the wettest spring, so again the few survivors emerged depleted of their winter stores, the second year in row.

Theoretically, 1984 was an ideal year for recovery. The food supply was exceedingly abundant, and the summer was exceptionally wet, providing ideal incubating conditions. Yet, only *S. occidentalis* increased significantly, more than tripling it's yearlings crop, from 5 in 1984 to 17 in 1985. This was the greatest production of yearlings for that species during the last seven years, since it crashed in 1979. In contrast, very few yearling were produced by the other species. For some unknown reason, *S. occidentalis* experienced maximum reproductive output the previous season. Analysis of the 1984 precipitation data (Tab. XVII) shows that June July and August combined received the greatest amount of rainfall for that period (11.53 cm), more than one half of the year's total. July alone received 5.77 cm, a record amount for that month, comprising more than 25 % of the total for that year (21.87 cm). With such frequent showers, the number of sunny days were undoubtedly reduced, as well as the air and substrate temperatures, hence reducing lizard activity

A cool wet substrate would be particularly detrimental to ground dwelling species such as *U. stansburiana* and *C. tigris* that rely on basking for heat uptake, especially *C. tigris*. This species emerges late in the morning when the ground temperature is already warm. For the first hour, it basks frequently, pressing its belly firmly into the ground for maximum contact. On the other hand *S. occidentalis* basks conspicuously on top of rocks, lifting its body off the cool substrate and orienting its sides and back to the sun. This is also the only species that changes coloration during cool periods to increase its heat uptake, becoming almost black in the mornings and evenings *S. occidentalis* is also active throughout the day from sunrise to sunset, whereas *C. tigris* retires early and seldom re-emerges. Therefore, warm mornings are imperative for *C. tigris*, not only because of its highly concentrated activity (Fig. 13), but also because of its high temperature requirement. It maintains the highest body temperature of all the species. Possibly during cool seasons such as the summer of 1984, *S. occidentalis* is able to acquire heat faster and maintain it longer than the ground dwellers, hence increasing its diurnal activity and reproductive output. This would account for the substantial rise of its yearlings in 1985, reflecting maximum egg production the previous year despite the contracted summer. Nevertheless, this species did not continue the growth trend of 1985, since only four of its seventeen yearlings survived to 1986. Of the four species, only *S. graciosus* increased substantially in 1986, which seemingly was on the verge of a major rise. Why the others failed to increase remains unknown

Obviously, many factors are involved in determining the maximum density of each species : range conditions, prey abundance, interspecific competition, nesting and hibernating conditions, weather extremes, behavior, parasites, predators, and humans. The study plot was heavily grazed each winter and spring by both cattle and sheep, which not only over graze the sparse vegetation but also stamp the ground and crush the fragile ground cover. Also, one cannot rule out vandalism in assessing population changes Evidence of shotgun shells and other ammunition on the study site suggests that some of the marked lizards may have been killed for sport. Others may have been taken for pets, or for commercial sale. At the beginning of this study, the plot contained an abundant population of western rattlesnakes (*Crotalus viridis*) in several dens. By 1984, the snakes had disappeared, possibly taken for their hides.

DISCUSSION

Most literature on lizard ecology today still lacks reliable data on those crucial life history traits : natality, recruitment, survivorship, growth, age structure, sex ratio, and biomass. Traditional life tables are often composites of different years and of different populations, usually derived from only a few years of study in species with much longer life spans. In this connection, Turner *et al.* (1969) remarked, « *The long life span*

and complex age distribution of C. tigris make it difficult to evaluate age specific survival... we believe that an attempt to infer a vertical life table from an instantaneous age distribution would be fruitless where distinct year to year differences in reproductive success occur...Rather one must attempt to follow the experience of particular age cohorts over a period of several consecutive years. » Similarly, VINEGAR (1975) found significant differences in life tables of *Sceloporus virgatus*, and states, « *Clearly neither of the two life tables describes what would happen to the populations over a long period of time because survivorship and fecundity change... assumptions of constant age specific survivorship and fecundity should be tested by a comparison of these characteristics between time intervals in the same population.* »

Several factors are responsible for this dearth of demographic data. Studies seldom have lasted as long as the life spans of the species, and the entire population has seldom been marked. According to TINKLE (1967), « *Most studies of life histories suffer from a lack of quantitative results . Consequently, meaningful comparisons of different species or of different populations of the same species are inexactly known.* » Similarly, TURNER (1977) commented that « *In practice, investigators are usually content to accept incomplete counts and qualify estimates as minimal survival.* » Sampling intervals have also been so lengthy, that not all the marked animals coexisted, or the structure of the populations changed with the season. Addressing this concern more than three decades ago, FITCH (1954) stated : « *In view of... the difficulty of obtaining a representative sample, no precise measurements of population density can be made. During the time required to secure a sample the population undergoes change... distorting the recorded ratios of the sexes and of age groups somewhat differently at different stages of the season.* »

Censusing methods too have often been crude, particularly those consisting of visual counts of unmarked animals. Even when the animals are marked and the study sites are systematically searched, many animals still escape detection after many days of searching (see TAB. I). Passive capture methods such as pit traps or drift fences have also been used extensively, despite their shortcomings. Numerous studies, particularly those addressing fecundity, have been conducted by killing the animals with little concern for the long-term effects on the structure of the remaining populations. Lizard ecology has reached the stage where local exterminations to study seasonal reproductive differences or other problems requiring large collections should no longer be encouraged. The very site selected for study may already have been perturbed by previous workers, or may be perturbed during the time a long term study is in progress.

In attempting to precisely understand population dynamics, we are faced with two choices, either to study local or geographic variation. Both are equally important but usually only one can be addressed at a time. The ideal study would be one in which all individuals of a given site, regardless of the number of coexisting species, would be censused several times a year, at the same time each year, for many years, until all cohorts were traced to the end. As ZWEIFEL commented : « *Ideally, one would wish to gather survivorship data from large samples of cohorts of known age, commencing with conception and terminating with the death of the last individual.* » While such an endeavor would yield elaborate data on a single community, it would tell us nothing of geographic variation. So now the ideal study would be further complicated by the need to study many different populations simultaneously. Given the inherent difficulties of field research, undertaking such an ideal study is unfeasible. Just as BLAIR in 1956 was concerned with the rising emphasis of cellular biology at the expense of the whole organism, so also today is population biology faced with a similar problem. Contrary to popular belief, the fields of life history evolution, community ecology and sociobiology are data poor and theory rich. As TINKLE (1979) so aptly put it : « *one major reason is that theoretical contributions of potentially broad significance often call for little commitment to a research program requiring many years of effort to yield results. So, theory proliferates, and empirical study languishes.* »

ACKNOWLEDGEMENTS

I thank the following students without whose assistance this long term project would not have been possible : 1976 : Alan F Bitner, Lyn Dalehout, Ray E. Dillman, Rebecca Haptonstall, Lynne A McKenzie, Reed S Moser, Larry J. Petterborg, Jose A. Posse, Carol Rowsemitt, Joann K. Smith, Roger K. Warren, John Werren ; 1977 : Lynna N. Anderson, Dawn Aoki, Peggy C. Bennett, Patricia B. Bizuk, Peter F. Bryant, Lee E. Claypool, Craig W. Costa, Jeff N. Dean, Elaine J. Harris, Lisa Sullivan, Richard M. Warner ; 1978 Sue Gibbons, Christopher Smart ; 1979 · Leslie J. Abplanalp, Nancy Simms, Rebecca A. Tippins, Renee E. Warnek ; 1980 : Mark A. Adams, John B. Bruss, Mozhdeh B. Bruss, Peter T Bruss, Doug W. Dubois, Laura L. Lewis ; 1981 : Paul Reeves, Dale A. Smith, Stephen C. Hardy, Laura L. Lewis ; Jeanne M. Novak, Lisa Stolarczyk ; 1982 : Wendy Matis, Dale A. Smith ; 1983 : James Cabaniss, Graciela Cuellar, Paul Hampton, Lisa Rogers, Cinthia Rote, Michael S Wilson ; 1984 : Anthony Canfield, David Chabolla, Robert Currivan, Robert Flint, John Mantas , 1985 : Scott Carroll, Michael Freckleton, Greg Sorenson, Janice Whitton, Stacey Wooden ; 1986 : Perry Lambert. For voluntary assistance, I thank George Douglass, Jr

I especially thank Laura L. Lewis, Christopher Smart, Dale A. Smith and Nancy Simms for donating several weeks of their own time in the field, Jon B. Bruss and Dale A Smith for assistance with data organization and synthesis, Laura L. Lewis for assistance in designing figure 5, Dale Smith for assistance in developing the age formulas, and Scott Carroll and Mark J. Rosenfeld for assistance with the statistical tests. For hospitality, I am grateful to the George, Douglass and Cecil Garland families of Snake Valley, Utah, and the Gail Parker family for allowing us to swim in their ponds. Leticia, Graciela and Carolina Cuellar assisted in establishing the study site. I am grateful to Lois Arnow, Beverly Albee and Michael D. Windham of the University of Utah herbarium for identification of the plants.

I thank my colleagues George F. Edmunds and Norman C. Negus for their suggestion to offer this study as a field course. As chairmen of my department during the study, I thank Gordon K Lark, William K. Baker and David R. Wolstenholme for providing the physical and financial support that made this study possible. I am grateful to Scott Carroll, George F. Edmunds, Clark Hubbs, Craig E. Nelson, Laurie J Vitt and Richard G. Zweifel for critical review and helpful suggestions.

Finally, I thank P. Blandin for inviting me to submit this paper to the Bulletin d'Écologie, and the two anonymous referees for careful reading and very useful suggestions.

BIBLIOGRAPHY

ARMSTRONG, R. A., & GILPIN, M. E., 1977.– Evolution in a time-varying environment. *Science*, 195 : 591-592

AVERY, R A., 1982.– Field studies of body temperatures and thermoregulation. *In :* C. GANS & F.H. POUGH (eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 12, p. 93-146. GANS C. & POUGH F. H. Eds., Academic Press London.

BALLINGER, R E., 1973.– Comparative demography of two viviparous lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*) *Ecology*, 54 : 269-283

BALLINGER, R.E., 1976 – Evolution of life history strategies : implications of recruitment in a lizard population following density manipulations. *Southwest Nat.*, 21 : 203-208.

BALLINGER, R.E., 1977.– Reproductive strategies : food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology*, 58 : 628-635

BALLINGER, R.E., 1979.– Intraspecific variation in demography and life history of the lizard *Sceloporus jarrovi* along an altitudinal gradient in S E. Arizona, *Ecology*, 60 : 901-909

BALLINGER, R E., 1983 – Life-history variations. *In :* HUEY R. B., E. R. PIANKA & SCHOENER, T. W. (eds.), *Lizard Ecology. Studies on a model organism*. Cambridge Univ. Press : p. 241-260.

BALLINGER, R.E. & CONGDON, J D., 1981.– Population ecology and life history strategy of a montane lizard (*Sceloporus scalaris*) in southeastern Arizona. *J. Nat. Hist.*, 15 : 213-222.

BARBAULT, R., 1976.– Population dynamics and reproductive patterns of three African skinks. *Copeia*, 1976 . 483-490

BAUWENS, D & THOEN, C., 1981.– Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *J. Animal Ecol.*, 50 : 733-743

BAUWENS, D., A. M CASTILLA, R. VAN DAMME, & VERHEYEN, R. F., 1990.– Field body temperatures and thermoregulatory behavior of the high altitude lizard *Lacerta bedriage*. *J. Herpetol.*, 24 : 88-91

BEHLE, W H., 1955.– The birds of the Deep Creek Mountains of central western Utah. *Univ. of Utah Biol. Ser*, 11 . 1-34

BLAIR, W F., 1960.– The species as a dynamic system. *The Southwest Nat.*, 1 : 1-5

BLAIR, WF., 1960.– *The Rusty Lizard. A population study*. Univ Texas press. Austin

BURNS, T.A., 1970.– Temperature of Yarrow's spiny lizard *Sceloporus jarrovi* at high altitudes. *Herpetologica*, 26 : 9-16.

BURY, R.B., 1979. Population ecology of fresh water turtles *In* : HARLESS M. & MORLOCK, H. (eds.), *Turtles : perspectives and research*. New York, Wiley p 571-602

CONGDON, J D. & GIBBONS, J W., 1987 – Morphological constraint on egg size : a challenge to optimal egg size theory ? *Proc Natl. Acad. Sci. USA*, 84 4145-4247

CUELLAR, O., 1984.– Reproduction in a parthenogenetic lizard : with a discussion of optimal clutch size and a critique of the clutch weight/body weight ratio. *Am. Midl. Nat.*, 111 : 242-258

BAUWENS, D. & THOENS, C., 1981.– An enclosure design allowing quantification of dispersal in lizard population studies. *Brit. J. Herpetol.*, 6 : 165-168.

BAUWENS, D. & VERHEYEN, R.F., 1987.– Variation of reproductive traits in a population of the lizard *Lacerta vivipara*. *Holarct Ecol.*, 10 120-127

DAVIS, J. & RFORD, G., 1983 – Home range in the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis occidentalis*). *Copeia*, 1983 : 933-940

DUNHAM, A.E., 1980 An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Ecol. Monogr.*, 50 : 304-330

DUNHAM, A.E., 1981.– Populations in a fluctuating environment : the comparative population ecology of the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Misc. Pub. Mus. Zool Univ Michigan.*, 158 : 1-62.

DUNHAM, A.E., 1982.– Demographic and life-history variation among populations of the iguanid lizard *Urosaurus ornatus* : implications for the study of life-history phenomena in lizards. *Herpetologica*, 38 : 208-221.

DUNHAM, A.E. & MILES, D.B., 1985.– Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles : the effects of size and phylogeny reconsidered. *Am. Nat.*, 126 . 231-257.

DUNHAM, A.E., MILES, D.B., REZNIK, D.N., 1988.– Life-history patterns in squamate reptiles. *In* : GANS, C. & HUEY R.B. (eds.), *Biology of the Reptilia*. New York, Wiley : vol. XV, p. 443-511.

FERGUSON, G.W., BOHLEN, C.H. & WOOLLEY H.P., 1980.– *Sceloporus undulatus* : Comparative life history and regulation of a Kansas population. *Ecology*, 6 : 313-322.

FITCH, H S , 1956.– An ecological study of the Collard Lizard (*Crotaphytus collaris*). Univ. Kans. Publs. *Mus. Nat. Hist*, 8 . 213-274.

FITCH, H.S., 1956 , 1958.– Natural history of the Six Lined Racerunner (*Cnemidophorus sexlineatus*) *Ibid.*, 11 : 11-62.

HIRSCHFIELD, M F. & TINKLE, D W., 1975.– Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proc Natl. Acad. Sci. USA*, 72 : 2227-2231.

HUEY, R B., 1982.– Temperature, physiology and the ecology of reptiles. *In* . GANS C. & POUGH, F. H. (eds.), *Biology of the Reptilia*. Academic Press London : vol 12 : 25-91.

HUEY, R.B & PIANKA, E.R , 1977 – Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology*, 58 : 1066-1075.

MILLER, J.S & ZAMMUTO, R. M., 1983 – Life histories of mammals, an analysis of life tables. *Ecology*, 64 : 631-635

NATIONAL ATMOSPHERIC & OCEANIC ADMINISTRATION *Climatological Data Annual Summary Utah*. Vol 67-86, Callao Station.

PEARSON, O P & BRADFORD, D F., 1976.– Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Peru. *Copeia*, 1976 : 155-170

PEREZ-MELLADO, V., 1982.– Datos sobre *Lacerta monticola* en el oeste del Sistema Central Doñana, *Acta Vertebrata*, 9 : 107-129.

PIANKA, E.R., 1970.– Comparative autecology of the lizard *Chemidophorus tigris* in different parts of its geographic range *Ecology*, 51 : 703-720

PIANKA, E.R., 1976.– Natural selection of optimal reproductive tactics. *American Zoologist*, 16 : 775-784

PIANKA, E.R , 1986.– *Ecology and Natural History of Desert Lizards. Analysis of the Ecological Niche and Community*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey

PILORGE, T., 1987.– Density, size structure and reproductive characteristics of three populations of *Lacerta vivipara* (Sauria, Lacertidae). *Herpetologica*, 43 : 345-356

RUBY, D.E., 1978.– Seasonal changes in the territorial behavior of the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia*, 1978 : 430-438.

SEIGEL, R.A. & FITCH, H S , 1984.– Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia* (Berl.), 61 : 293-301.

SEIGEL, R A , M.M. HIGGINS & FORD, N.B., 1987.– Reduction in locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes *Oecologia* (Berl.), 46 : 92-100.

SHINE, R., 1980.– « Costs » of reproduction in reptiles. *Oecologia* (Berl.), 46 : 92-100.

STEARNS, S C., 1976.– Life history tactics : a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.*, 51 : 3-43.

STEARNS, S C , 1977 – The evolution of life history traits : a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev Ecol. Syst.*, 8 : 145-172.

STEARNS, S.C., 1984.– The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *Am. Nat.*, 123 : 56-72.

STEBBINS, R.C., 1948 – Additional observations on home ranges and longevity in the lizard *Sceloporus graciosus*. *Copeia*, 1948 : 20-22.

STEPHENS, D & T ARNOW., 1987.– *Fluctuations of water level, water quality and biota of Great Salt Lake, Utah, 1847-1986*. Utah Geological Association, Pub. # 16.

TINKLE, D.W., 1961.– Population structure and reproduction in the lizard *Uta stansburiana* stejnegeri. *Am. Midl. Nat.*, 66 : 206-234.

TINKLE, D.W., 1967.– *The life and demography of the Side Blotched Lizard* Uta stansburiana. Misc. pub. Mus. Zool. Univ. Michigan, no 132, 182 pp.

TINKLE, D W., 1969.– The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *Am. Nat.*, 103 501 516

TINKLE, D.W., 1972.– The dynamics of a Utah population of *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica*, 28 : 351-359.

TINKLE, D.W., 1973.– A population analysis of the Sage Brush Lizard *Sceloporus graciosus* in southeastern Utah. *Copeia*, 1973 : 384-396.

TINKLE, D.W., 1976.– Comparative data on the population ecology of the Desert Spring Lizard *Sceloporus magister*. *Herpetologica*, 32 : 1-6.

TINKLE, D.W., 1979 – Long-term Field Studies. *Bioscience*, 29 : 717.

TINKLE, D. W., H. M. WILBUR & TILLEY, S. G., 1970.– Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 24 : 55-74.

TINKLE, D.W & BALLINGER, R E., 1972.– *Sceloporus undulatus* . a study of the comparative demography of a lizard. *Ecology*, 53 : 570-584

TINKLE, D.W. & DUNHAM, A.E., 1983.– Demography of the tree lizard *Urosaurus ornatus*, in central Arizona. Copeia, 1983 : 585-597.

TURNER, F B , 1977 – The dynamics of populations of squamates, crocodilians and rhynchocephalians. *In* GANS C & TINKLE D. W (eds), *Biology of the Reptilia*. Vol. 7. Ecology and Behavior. Acad Press, New York

TURNER, F. B , J R. LANNOM, JR., P A. MEDICA & HODDENBACH, G.A., 1969a.– Density and composition of fenced populations of Leopard lizards (*Crotaphytus wislizenii*) in southern Nevada. *Herpetologica*, 25 : 247-257

TURNER, F B , P.A MEDICA, J.R. LANNOM, JR , & HODDENBACH, G A., 1969b.– A demographic analysis of fenced populations of the Whiptail Lizard, *Cnemidophorus tigris*, in southern Nevada. *The Southwestern Nat* , 14 : 189-202.

TURNER, F.B., G. A. HODDENBACH, P.A. MEDICA & LANNOM, J R., 1970.– The demography of the lizard *Uta stansburiana* (Baird and Girard) in southern Nevada. *J. Anim. Ecol.*, 39 : 505-519.

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE.– *Animal and Plant Health Inspection Service*. Plant Protection and Quarantine Programs Adult Grasshopper State Surveys, Utah 1976-1983.

VANDAMME, R D. BAUWENS, & VERHEYEN, R F., 1989.– Effects of relative clutch mass on sprint speed in the lizard *Lacerta vivipara*. *J. Herpetol* , 23 : 459-461

VINEGAR, M B., 1975a.– Demography of the Striped Plateau Lizard *Sceloporus virgatus*. *Ecology*, 56 : 172-182.

VINEGAR, M B., 1975b.– Life history phenomena in two populations of the lizard, *Sceloporus undulatus* in southeastern New Mexico. *The Am. Mid. Nat* , 93 : 388-402

VITT, L.J & CONGDON, J D., 1978.– Body shape, reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards : resolution of a paradox *Am. Nat.*, 112 : 595-608

VITT, L.J. & PRICE, H.J., 1982.– Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica*, 38 : 237-255

WHITTAKER, R.H. & GOODMAN, D., 1979. Classifying species according to their demographic strategy. I. Population fluctuations and environmental heterogeneity. *Am. Nat.*, 113 : 185-200

WILBUR, H.M., TINKLE D.W. & COLLINS J P, 1974.– Environmental certainty, trophic level and resource availability in life history evolution *Am. Nat.*, 108 : 805 817.

WILLIAMS, G.C., 1966.– Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.*, 100 : 687-692.

ZWEIFEL, R.G., 1989.– Long-term ecological studies on a population of painted turtles, *Chrysemys picta*, on Long Island, New York. *Amer. Mus Novit* , 2952 : 1-52.

ZWEIFEL, R.G. & LOWE, C.H., 1966.– The ecology of a population of *Xantusia vigilis*, the Desert Night Lizard. *Amer. Mus. Novit.*, 2245 : 1-57.

ANNEX

TABLE 1. The number of individuals captured per each complete pass of the study area and the LINCOLN PETERSON estimates (in parentheses) of total population size in the grid. The final number of lizards may not always correspond to the actual number censused (TAB V) because some were captured during « off hours » and were not included in any particular pass. The last number in the L.P columns of each species is the estimated population size for that year. L.P estimates showing a zero represent afternoon passes during which no *C. tigris* were observed. Additional passes in 1979 and 1980 were conducted exclusively in search of *C. tigris*. CT = *C. tigris*, SO = *S. occidentalis*, SG = *S. graciosus*, US = *U. stansburiana*. L.P estimates were not calculated in 1976.

N° of passes	US	SG	SO	CT	N° of passes	US	SG	SO	CT
		1976					**1982**		
1	11	19	4	0	1	37	19	10	5
2	14	30	18	8	2	55 (168)	25 (55)	13 (40)	13
3	27	44	29	14	3	68 (123)	35 (60)	17 (20)	18 (63)
4	28	51	32	22	4	79 (108)	40 (54)	21 (32)	13 (18)
5	30	58	34	36	5	90 (114)	43 (5.)	22 (26)	25 (69)
6	33	60	34	39	6	93 (106)	47 (74)	22 (22)	37 (92)
7	34	61	34	39	7	95 (99)	48 (5.)	24 (27)	44 (75)
					8	97 (104)	49 (51)	24 (24)	44 (44)
		1977			9	99 (104)	49 (49)	25 (27)	47 (63)
					10	99 (99)	50 (53)	25 (25)	48 (96)
1	6	3	3	2	11	100 (103)	52 (64)	25 (25)	55 (69)
2	13 (104)	28 (728)	21 (210)	8 (56)	12	100 (100)	52 (64)	25 (25)	55 (69)
3	18 (114)	35 (79)	30 (84)	13 (22)					
4	22 (66)	47 (80)	40 (67)	20 (34)			**1983**		
5	27 (46)	48 (53)	45 (58)	27 (48)					
6	29 (49)	53 (68)	46 (48)	28 (33)	1	16	19	11	1
7	36 (175)	59 (86)	48 (58)	33 (46)	2	24 (62)	26 (46)	14 (21)	3
8	37 (44)	64 (85)	48 (48)	33 (33)	3	31 (51)	27 (28)	15 (18)	8 (48)
					4	36 (44)	28 (30)	15 (15)	12 (28)
		1978			5	39 (51)	32 (43)	15 (20)	12 (12)
					6	39 (49)	32 (32)	17 (17)	15 (26)
1	15	19	22	6	7	39 (39)	32 (32)	17 (17)	16 (24)
2	26 (124)	36 (111)	33 (55)	14 (70)	8	39 (39)	33 (38)	17 (17)	24 (72)
3	34 (102)	45 (90)	36 (50)	24 (104)	9	41 (48)	36 (46)	17 (17)	24 (24)
4	43 (136)	57 (86)	41 (48)	32 (117)	10	41 (41)	36 (36)	17 (17)	24 (24)
5	53 (98)	60 (70)	43 (47)	34 (68)	11	42 (47)	36 (36)	17 (17)	25 (43)
6	56 (82)	68 (104)	44 (47)	39 (137)	12	44 (53)	38 (48)	17 (17)	25 (25)
7	60 (93)	69 (72)	44 (44)	43 (86)	13	45 (47)	38 (38)	17 (17)	26 (33)
8	60 (60)	71 (74)	44 (44)	44 (57)	14	46 (49)	38 (38)	18 (19)	26 (26)
		1979					**1984**		
1	9	10	9	1	1	16	19	7	7
2	12 (24)	26 (234)	12 (24)	7	2	27 (64)	23 (30)	9 (15)	8 (0)
3	14 (20)	44 (138)	14 (20)	8 (16)	3	27 (27)	27 (36)	9 (9)	8 (0)
4	24 (57)	52 (70)	15 (18)	13 (120)	4	31 (45)	31 (49)	10 (12)	13 (35)
5	25 (25)	56 (73)	16 (18)	16 (0)	5	32 (36)	33 (38)	11 (13)	13 (0)
6	27 (36)	62 (84)	16 (16)	23 (103)	6	33 (35)	36 (44)	11 (11)	18 (41)
7	30 (40)	68 (87)	18 (22)	23 (23)	7	35 (39)	38 (44)	12 (13)	18 (18.
8	33 (41)	70 (76)	19 (19)	28 (63)	8	36 (40)	38 (38)	12 (12)	19 (25)
9	36 (43)	70 (70)	19 (19)	32 (75)	9	36 (36)	40 (50)	13 (13)	21 (29)
10	38 (45)	73 (73)	19 (19)	32 (32)	10	36 (36)	40 (40)	14 (18)	25 (50)
11	41 (50)	73 (73)	19 (19)	32 (32)	11	36 (36)	40 (40)	14 (14)	25 (0)
12	42 (50)	75 (80)	19 (19)	37 (52)	12	36 (36)	40 (40)	14 (14)	27 (41)
13	42 (46)				13	36 (36)	40 (40)	14 (14)	27 (27)
					14	36 (36)	40 (40)	14 (14)	27 (27)
		1980					**1985**		
1	8	23	13	14					
2	20 (100)	36 (79)	15 (30)	14	1	9	11	13	3
3	28 (60)	47 (76)	16 (18)	28 (93)	2	17 (44)	20 (38)	19 (47.5)	7 (35)
4	32 (49)	53 (69)	17 (19)	30 (60)	3	19 (32)	23 (92)	20 (22.5)	7 (0)
5	38 (95)	58 (67)	17 (17)	30 (0)	4	22 (33)	28 (42)	21 (23.6)	13 (52)
6	45 (65)	63 (74)	19 (22)	40 (90)	5	25 (38)	33 (66)	22 (25)	14 (28)
7	48 (77)	68 (81)	19 (19)	40 (0)	6	26 (30)	36 (48)	23 (25)	15 (0)
8	51 (57)	74 (84)	19 (19)	45 (59)	7	27 (30)	37 (40)	23 (23)	19 (38)
9	56 (78)	77 (84)	19 (19)	40 (0)	8	29 (38)	39 (51)	25 (31)	19 (0)
10	60 (72)	79 (87)	19 (19)	50 (80)	9	31 (36)	40 (43)	26 (29)	21 (16)
11	60 (60)	80 (83)	19 (19)	52 (0)	10	32 (40)	40 (40)	26 (26)	21 (21)
12	60 (60)	81 (86)	20 (24)	56 (100)	11	35 (44)	42 (48)	26 (26)	21 (0)
13	60 (60)	82 (85)	20 (20)	57 (85)	12	35 (35)	42 (42)	28 (32)	22 (26)
					13	37 (48)	43 (47)	29 (31)	22 (0)
		1981			14	38 (41)	44 (48)	29 (29)	23 (26)
					15	39 (47)	45 (48)	29 (29)	23 (0)
1	26	22	12	7	16	39 (39)	45 (45)	29 (29)	28 (98)
2	58 (200)	33 (49)	17 (26)	9 (27)	17	39 (39)	47 (63)	29 (29)	28 (0)
3	68 (93)	41 (69)	19 (23)	13 (0)	18	40 (47)	47 (47)	29 (29)	28 (28)
4	69 (75)	45 (62)	19 (19)	18 (48)					
5	77 (105)	49 (58)	19 (19)	30 (102)			**1986**		
6	79 (86)	51 (56)	19 (19)	30 (0)					
7	84 (102)	51 (51)	20 (22)	30 (0)	1	7	15 (240)	7 (49)	1
8	87 (96)	51 (58)	21 (23)	42 (126)	2	15	37 (308)	10 (18)	6 (15)
9	87 (87)	53 (53)	21 (21)	42 (0)	3	26 (48)	43 (59)	16 (40)	7 (11)
10	93 (111)	53 (53)	21 (21)	4 (106)	4	30 (40)	52 (95)	19 (25)	13 (52)
11	93 (93)	53 (53)	21 (21)	50 (150)	5	31 (34)	56 (76)	20 (23)	16 (64)
12	94 (97)	56 (67)	22 (24)	5 (137)	6	34 (85)	62 (88)	21 (28)	17 (0)
13	94 (94)	56 (56)	22 (22)	59 (118)	7	37 (46)	64 (70)	23 (27)	19 (48)
14	95 (98)	58 (64)	22 (22)	60 (70)	8	40 (48)	66 (72)	23 (23)	22 (55)
15	95 (95)	58 (58)	22 (22)	60 (60)	9	42 (42)	66 (66)	24 (28)	22 (0)
16	95 (95)	59 (62)	22 (22)	60 (60)	10	42 (42)	68 (73)	24 (34)	22 (0)
17	95 (95)	59 (59)	22 (22)	61 (68)	11	43 (49)	68 (68)	24 (24)	22 (0)

TABLE II.– The number of yearlings new adults and old adults in each yearly population and their survivorship to the following year All numbers derived from figure 4 Upper set for each species represents the number of individuals in each cohort and lower set represents the survivors Percents of the lower set were determined by dividing the total survivors of each cohort by their respective totals above.

COHORTS	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	TOTALS	%
					CNEMIDOPHORUS TIGRIS							
Yearlings	1	12	14	29	29	24	0	7	10		126	33
New Adults	17	13	11	11	14	17	8	8	6		105	27
Old Adults	14	18	17	18	15	18	21	16	13		150	39
Yearlings		1	2	5	5	4	6	0	2	3	28	22
New Adults		8	5	4	3	4	5	6	1	3	39	37
Old Adults		9	10	9	7	10	10	10	9	3	78	52
					SCELOPORUS OCCIDENTALIS							
Yearlings	12	21	9	10	11	10	6	5	17		101	42
New Adults	18	2	6	1	4	6	5	5	7		54	22
Old Adults	16	20	8	9	7	9	9	5	5		88	36
Yearlings		8	4	6	2	3	2	2	1	4	32	32
New Adults		5	0	0	0	2	2	0	0	3	12	22
Old Adults		7	5	3	5	4	5	3	4	3	39	44
					SCELOPORUS GRACIOSUS							
Yearlings	17	40	22	48	28	25	13	24	23		240	45
New Adults	17	7	19	6	13	4	4	2	11		83	16
Old Adults	30	24	37	28	18	22	21	14	13		207	39
Yearlings		5	17	9	11	12	9	4	8	7	82	34
New Adults		4	4	5	0	5	1	0	0	3	22	27
Old Adults		15	16	14	7	5	11	10	5	7	90	44
					UTA STANSBURIANA							
New Adults	24	55	34	47	79	73	28	25	33		398	77
Old Adults	12	5	9	13	16	27	19	12	7		120	23
New Adults		2	9	11	14	23	14	7	5	5	90	23
Old Adults		3	0	2	2	4	5	5	2	2	25	21

TABLE III.– Age specific survivorship of yearlings. Survivorship based on total number of yearlings captured each year. Percent survivorship for each age class calculated by dividing total of each class by those of the previous year that had the chance to survive to the next year

Year	Total captured	Number surviving to Age : 2	3	4	5	6	7	8	Grand Means
				CNEMIDOPHORUS TIGRIS					
1976	12	0	0	0	0	0	0	0	
1977	1	1	0	0	0	0	0	0	
1978	12	2	1	1	1	0	0	0	
1979	14	5	2	1	1	1	1	0	
1980	29	5	5	4	3	2 2	1	0	
1981	29	4	2	1	1 4	1 3			
1982	24	6	2	1 6	0 6				
1983	0	0	0 8	0 8					
1984	7	2 12	0 12						
1985	10 28	3 25							
	138								
		20 %	48 %	67 %	75 %	67 %	67 %		57 %

Year	Total captured		Number surviving to Age: 2		3		4		5		6	7	8	Grand Means
							SCELOPORUS OCCIDENTALIS							
1976	17		8		2		1		0					
1977	12		8		1		1		0					
1978	21		4		0		0		0					
1979	9		6		3		1		0					
1980	10		2		2		1		0					
1981	11		3		3		1		1					
1982	10		2		0		0	1	0					
1983	6		2		2	7	2	5						
1984	5		1	14	1	13								
1985	17	40	4	36										
		118												
			34 %		39 %		54 %		20 %					37 %
							SCELOPORUS GRACIOSUS							
1976	32		18		9		5		2		1			
1977	17		5		4		1		0		0			
1978	40		17		5		1		1		0			
1979	22		9		4		1		1		0			
1980	48		11		2		1		1		0			
1981	28		12		6		3		1	1	0			
1982	25		9		6		1	6	0	6				
1983	13		4		3	15	2	13						
1984	24		8	44	5	39								
1985	24	100	7	93										
		273												
			37 %		47 %		39 %		46 %		17 %			37 %

TABLE IV – The percent each cohort comprises of the old adult category. All data derived from figure 5. Percents were derived by dividing the initial survivors in each cohort by the number of old adults in the next year.

COHORTS	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	MEANS
				CNEMIDOPHORUS TIGRIS					
Yearlings	6	12	28	33	22	28	0	15	18
New Adults	44	29	22	20	22	24	38	8	26
Old Adults	50	59	50	47	56	48	62	77	56
				SCELOPORUS OCCIDENTALIS					
Yearlings	40	50	67	29	33	22	40	20	38
New Adults	25	0	0	0	22	22	0	0	9
Old Adults	35	25	33	71	44	56	60	80	51
				SCELOPORUS GRACIOSUS					
Yearlings	21	46	32	61	55	43	29	62	44
New Adults	17	11	18	0	23	5	0	0	9
Old Adults	63	4	50	39	23	52	71	36	47
				UTA STANSBURIANA					
New Adults	64	100	85	88	85	74	58	71	75
Old Adults	60	0	15	12	15	26	42	29	25

TABLE V – Population survivorship : the number of individuals of each yearly population surviving to succeeding years after capture. Parentheses represent percent survivorship, first of original and second of preceeding populations. Total survivorships are based on individuals that had a chance to survive to the last year of study (1986) denoted by the line below each column. For example, the 78 survivors for the 3rd year in C. tigris comprise 20% (first parenthesis) of the total of all populations up to 1985 (418-29=389), and 52% (second parenthesis) of the preceeding survivors (159-9=150).

YEAR	POP. SIZE	SURVIVORSHIP TO SUCCEEDING YEARS 2nd	3rd	4th	5th	6th	7th
				CNEMIDOPHORUS TIGRIS			
1976	37	14 (38)	9 (37)(64)	6 (16)(67)	3 (8) (50)	0 (0)	0 (0) (100)
1977	32	18 (56)	10 (31)(56)	5 (16)(50)	0 (0) (0)	0 (0)	0 (0) (0)
1978	43	17 (40)	9 (21)(53)	2 (5)(22)	1 (2) (50)	0 (0)	0 (0) (0)
1979	42	18 (43)	7 (17)(39)	4 (10)(57)	1 (2) (25)	1 (2) (100)	1 (2) (100)
1980	58	15 (26)	10 (17)(67)	5 (9)(50)	4 (7) (80)	3 (5) (75)	1 (2) (33)
1981	58	18 (31)	10 (17)(56)	6 (10)(60)	4 (5) (67)	2 (3) (40)	
1982	59	21 (36)	10 (17)(48)	7 (12)(70)	3 (5) (43)		
1983	29	16 (55)	10 (34)(56)	3 (10)(33)			
1984	31	13 (42)	3 (10)(23)				
1985	29	9 (31)					
TOTAL	418	159 (38)	78 (20)(52)	38 (9)(51)	16 (4)(46)	6 (1) (46)	2 (0) (50)
				SCELOPORUS OCCIDENTALIS			
1976	34	16 (47)	7 (21)(44)	2 (6)(29)	1(6) (100)	1 (3) (50)	0 (0) (0)
1977	46	20 (43)	5 (11)(25)	3 (6)(68)	2 (4) (67)	1 (2) (50)	1 (1) 100)
1978	43	8 (21)	3 (7)(33)	2 (5)(67)	1 (2) (50)	1 (1) (100)	0
1979	23	9 (39)	5 (22)(56)	2 (9)(40)	1 (3) (50)	0	
1980	20	7 (35)	4 (20)(57)	2 (10)(50)	0 (0) (0)	0	
1981	22	9 (41)	5 (23)(56)	1 (5)(20)	1 (5)(100)	0	
1982	25	9 (36)	3 (12)(33)	2 (8)(67)	0 (0) (0)		
1983	20	5 (25)	4 (20)(80)	2 (10)(50)			
1984	15	5 (33)	3 (20)(60)				
1985	29	10 (34)					
TOTAL	277	99 (36)	39 (14)(44)	16 (6)(44)	7 (3)(50)	3 (2)(43)	1 (1) (33)
				SCELOPORUS GRACIOSUS			
1976	62	30 (48)	15 (24)(50)	9 (15)(60)	4 (6)(44)	1 (2)(25)	
1977	64	24 (37)	16 (25)(67)	6 (9) (38)	1 (2)(17)	0 (0) (0)	
1978	71	37 (53)	14 (20)(38)	2 (3) (14)	1 (1)(50)	0 (0) (0)	
1979	78	28 (36)	7 (9)(25)	3 (4) (43)	1 (1)(33)	0 (0) (0)	
1980	82	18 (22)	5 (6)(28)	2 (2) (40)	1 (1)(50)	0 (0) (0)	
1981	59	22 (37)	11 (19)(50)	4 (7) (36)	2 (2)(25)	0	
1982	51	21 (41)	10 (20)(48)	2 (4) (20)	0		
1983	38	14 (37)	5 (13)(36)	2 (5) (40)			
1984	40	13 (33)	7 (18)(54)				
1985	47	17 (36)					
TOTAL	591	222 (38)	91 (17)(44)	30 (6) (36)	9 (2)(32)	1 (.1)(13)	
				UTA STANSBURIANA			
1976	34	12 (35)	3 (9)(25)	0 (0) (0)			
1977	36	5 (14)	0 (0)(0)	0 (0) (0)			
1978	60	9 (15)	2 (3)(22)	0 (0) (0)			
1979	43	13 (30)	2 (5)(15)	0 (0) (0)			
1980	60	16 (25)	4 (7)(27)	0 (0) (0)			
1981	95	27 (28)	5 (5)(19)	2 (2) (40)			
1982	100	19 (18)	3 (4)(26)	1 (0) (0)			
1983	47	12 (26)	1 (2)(8)	1 (2) (50)			
1984	37	7 (19)	1 (5)(29)				
1985	40	7 (18)					
TOTAL	552	127 (23)	21 (5)(21)	4 (1)(17)			

TABLE VI – Age and sex specific weights and size (SVL of yearlings and their survivors. Data based on all yearlings weighed from 1976 to 1986. Since yearlings in *C. tigris* cannot be sexed, all of the non-survivors were divided equally between sexes. In *S. graciosus* (SG) and *S. occidentalis* (SO) the weights of two and three year old females are also listed according to reproductive condition (i.e. with or without eggs).

	SURVIVED TO AGE TWO						WEIGHTS OF SURVIVORS AT AGES :														
	NO			YES			TWO			THREE			FOUR			FIVE			SIX		SEVEN		
SP. Sex	N	Wt	Sd.	N	Wt	Sd.	N	Wt	Sd.	N	Wt	Sd.	N	Wt	Sd.	N	Wt	Sd.	N	Wt	N	Wt	Sd.
C.T. F	55	4.2	1.1	12	4.1	.6	12	13.3	2.4	6	19.5	5.1	4	21.6	2.6	4	21.1	2.6	2	24.0	2	24.0	
M	55	4.2	1.1	16	4.6	.7	16	17.9	3.3	6	20.4	3.2	4	23.0	3.1	2	22.3	2.0	2	24.5	0		
S.O. F	38	4.9	1.7	20	5.2	1.6	20	17.0	3.5	7	24.3	2.5	3	21.7									
M	40	5.2	1.4	20	5.8	1.7	20	15.5	2.5	7	18.4	2.9	4	17.0	1.2	1	20.0						
					With Eggs		10	19.2	3.5	5	24.8												
					Without Eggs		5	14.6	1.7	2	23.0												
S.G. F	72	2.8	.8	53	2.9	.6	53	7.4	1.3	26	7.6	1.5	11	8.1	1.3	4	8.9	.7	1	8.0			
M	100	3.3	.8	47	3.5	.8	47	6.6	.8	18	7.0	.8	4	7.4	.5	2	7.2	.4					
					With Eggs		26	7.8	1.1	13	8.6	1.4	5	9.1	.7								
					Without Eggs		16	6.4	1.1	9	6.4	1.1	5	7.2	1.0								

	SURVIVED TO AGE TWO						SIZE OF SURVIVORS AT AGES :														
	NO			YES			TWO			THREE			FOUR			FIVE			SIX		SEVEN		
SP. Sex	N	SVL	Sd.	N	SVL	Sd.	N	SVL	Sd.	N	SVL	Sd.	N	SVL	Sd.	N	SVL	Sd.	N	SVL	N	SVL	Sd.
C.T. F	55	53.8	3.7	12	54.1	2.9	53	79.8	4.2	42	87.3	5.1	4	93.3	1.7	4	93.5	1.9	2	95.5			
M	55	53.8	4.2	16	55.3	3.3	55	84.1	6.7	67	91.0	4.0	4	92.8	2.2	2	96.0	3.5	2	96.0			
S.O. F	38	51.7	5.7	20	51.3	4.7	38	77.5	4.8	48	85.3	2.6	3	87.4	4.9								
M	40	53.3	4.6	20	53.6	4.7	40	74.6	5.2	52	80.3	4.3	4	78.6	2.8								
S.G. F	72	43.3	3.0	53	44.3	3.1	72	59.5	3.0	30	61.9	3.5	11	62.5	2.9	4	60.5	2.7	1	58.0			
M	100	45.1	3.2	47	45.9	3.1	100	57.0	2.9	29	58.5	2.4	4	59.8	1.3	2	59.5	2.1					

TABLE VII. - The sex ratio of each yearly population and its survivors. Upper row for each year = males, lower = females.

		SUCCEEDING YEARS					
YEAR	NO	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th
		CNEMIDOPHORUS TIGRIS					
1976	10	7	5	4	2	0	
	15	7	4	2	1	0	
1977	15	11	7	3	0	0	
	16	6	3	2	0	0	
1978	18	10	4	0	0	0	
	13	5	4	1	0	0	
1979	18	8	2	1	0	0	
	13	9	3	2	0	0	
1980	14	5	1	0	0	0	
	15	5	4	1	1	1	
1981	15	7	4	2	1	0	
	14	7	4	3	2	1	
1982	21	9	5	4	3	0	
	14	6	3	2	1	0	
1983	15	7	6	2			
	14	9	4	1			
1984	10	6	2				
	14	5	1				
1985	10	3					
	9	3					
1986	9						
Means	14	7.2	4	2.0	1.0	.33	
	13	6.2	3.3	1.8	.5	.33	

		SUCCEEDING YEARS					
YEAR	NO	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th
		SCELOPORUS OCCIDENTALIS					
1976	16	7	4	2	1	1	0
	19	9	3	0	0	0	0
1977	24	12	4	2	1	0	0
	24	9	1	1	1	1	1
1978	23	6	3	1	0	0	0
	20	2	1	1	1	1	0
1979	12	4	2	0	0	0	0
	11	5	3	2	0	0	0
1980	12	3	1	0	0	0	
	8	4	3	1	0	0	
1981	13	4	3	1	1	0	
	9	4	3	1	1	0	
1982	10	4	1	1	0		
	15	5	2	1	0		
1983	11	4	3	2			
	9	1	1	0			
1984	10	2	1				
	5	3	2				
1985	15	5					
	14	5					
1986	10						
	13						
Means	14	5	2	.6			
	14	5	2	.7			

TABLE VII.– The sex ratio of each yearly population and its survivors. Upper row for each year = males, lower = females..

YEAR	NO	SUCCEEDING YEARS 2nd	3rd	4th	5th	6th	7th
		SCELOPORUS GRACIOSUS					
1976	30	12	8	2	1	0	
	32	16	10	6	3	1	
1977	29	9	7	3	0	0	
	35	14	8	3	1	0	
1978	38	19	8	1	1	0	
	33	16	6	1	0	0	
1979	45	15	3	1	0	0	
	33	13	4	2	1	0	
1980	52	9	2	1	1	0	
	30	9	3	1	0	0	
1981	30	11	6	1	0	0	
	29	11	5	3	1	0	
1982	25	11	3	0	0		
	26	10	2	1	0		
1983	18	1	1	1			
	20	3	3	2			
1984	18	4	2				
	22	4	5				
1985	24	7					
	23	9					
1986	32						
	35						
Means	31	9	3	1.7			
	29	10	4	1.7			

YEAR	NO	SUCCEEDING YEARS 2nd	3rd	4th	5th	6th	7th
		UTA STANSBURIANA					
1976	18	6	1	0			
	16	6	2	0			
1977	17	3	0	0			
	19	2	0	0			
1978	24	4	1	0			
	36	5	1	0			
1979	21	4	0	0			
	22	9	2	0			
1980	24	7	3	0			
	36	9	1	0			
1981	50	14	1	0			
	45	13	4	2			
1982	49	5	1	0			
	51	13	2	1			
1983	20	1	0	0			
	27	5	1	1			
1984	14	2	0				
	23	4	1				
1985	20	3					
	20	4					
1986	21						
	22						
Means	25	5	.6	0			
	29	6	1.5	0.3			

TABLE VIII – Sex ratio according to cohorts. The yearlings of *C. tigris* represent the total that reached age two and therefore could be sexed. Yearlings cannot be accurately distinguished from adults in *U. stansburiana*. (F = female, M = Male)

CNEMIDOPHORUS TIGRIS

Year	OLD ADULTS F	M	NEW ADULTS F	M	YEARLINGS F	M
1977	7	7	9	8		
1978	6	11	6	7		
1979	7	10	7	4		
1980	10	8	5	6		
1981	7	8	7	7		
1982	9	9	5	12		
1983	9	12	5	3		
1984	9	7	4	2		
1985	4	8	4	1		
1986	4	5	5	4		
Averages	7.2	8.5	5.7	5.4	12	15

SCELOPORUS GRACIOSUS

Year	OLD ADULTS F	M	NEW ADULTS F	M	YEARLINGS F	M
1977	17	13	8	9	10	7
1978	14	10	2	5	17	23
1979	18	19	8	11	7	15
1980	13	15	2	4	16	32
1981	9	9	5	8	15	13
1982	11	11	3	1	12	13
1983	10	11	3	1	7	6
1984	8	6	1	1	13	11
1985	9	4	6	4	10	14
1986	10	7	9	3	16	22
Averages	11.9	10.5	4.7	4.7	12.3	15.6

CNEMIDOPHORUS TIGRIS

Year	OLD ADULTS F	M	NEW ADULTS F	M	YEARLINGS F	M
1977	9	7	10	9	5	7
1978	9	22	2	0	9	12
1979	2	6	3	3	6	3
1980	5	4	0	1	3	7
1981	4	3	1	3	4	7
1982	4	5	4	2	7	3
1983	5	4	3	2	3	3
1984	4	1	0	5	1	4
1985	3	2	2	5	9	8
1986	5	5	0	1	2	5
Averages	5.0	4.6	2.8	3.1	5.4	5.9

UTA STANSBURIANA

Year	OLD ADULTS F	M	NEW ADULTS F	M	YEARLINGS F	M
1977	6	6	12	12		
1978	2	3	34	21		
1979	5	4	17	17		
1980	9	4	27	20		
1981	9	7	36	43		
1982	13	14	38	35		
1983	14	5	13	15		
1984	10	2	13	12		
1985	5	2	15	18		
1986	3	4	19	17		
Averages	7.6	5.5	22.4	21.0		

TABLE IX.—Annual age class distributions. Age class 1 represents the actual number of yearlings, except for *Uta*. Other classes determined as described in text. Parenthesis = %.

YEAR	POP. SIZE	AGE IN YEARS 1	2	3	4	5	6	7	8
				CNEMIDOPHORUS TIGRIS					
1976	37	12	14	3	5	1	1	0	0
1977	32	1	12	10	4	3	2	0	0
1978	43	12	6	9	6	4	4	1	0
1979	42	14	11	5	6	4	1	2	0
1980	58	29	11	7	3	3	2	1	0
1981	58	29	12	8	5	3	1	0	0
1982	59	24	14	13	5	2	1	0	0
1983	29	0	12	6	9	2	0	0	0
1984	31	7	1	13	4	4	2	0	0
1985	29	10	5	2	3	5	2	2	0
1986	22	4	6	6	3	0	1	2	0
Means	40	13(43)	9(23)	7(18)	5(12)	3(7)	2	1	0
				SCELOPORUS OCCIDENTALIS					
1976	34	17	14	3	1	0	0	0	0
1977	46	12	21	8	5	1	0	0	0
1978	43	21	8	7	4	2	1	0	0
1979	23	9	8	3	2	1	0	0	0
1980	20	10	7	0	1	1	1	0	0
1981	22	11	6	3	0	0	1	1	0
1982	25	10	8	5	1	0	0	1	0
1983	20	6	6	6	1	0	0	0	1
1984	15	5	5	3	2	0	0	0	0
1985	29	17	7	3	0	2	0	0	0
1986	24	13	5	3	3	0	0	0	0
Means	28	12(43)	9(32)	4(14)	2(7)	.6(2)	.3	.2	.1
				SCELOPORUS GRACIOSUS					
1976	62	32	15	6	4	4	1	0	0
1977	64	17	29	9	4	3	1	0	0
1978	71	40	11	12	3	3	2	0	0
1979	78	22	30	11	11	1	1	0	0
1980	82	48	11	11	5	5	1	0	0
1981	59	28	16	6	5	1	1	0	0
1982	51	25	12	8	3	2	1	0	0
1983	38	13	9	9	3	1	0	0	0
1984	40	24	5	7	3	1	0	0	0
1985	47	23	14	8	1	1	0	0	0
1986	67	38	19	6	4	0	0	0	0
Means	60	28(47)	16(27)	8(13)	4(6)	2(3)	1	0	0

UTA STANSBURIANA

	Mean survivorship method			Mean survivorship method		
1976	42	12	6	50	4	6
1977	26	13	4	27	14	6
1978	37	17	6	37	17	6
1979	61	25	9	66	22	7
1980	56	32	12	53	35	12
1981	22	15	10	17	18	12
1982	19	10	8	17	9	11
1983	25	10	5	27	11	2
1984	28	10	5	30	9	4
Means	316	144	65	325	139	62
% of Total	60	27	12	62	26	12

TABLE X Estimated ages of the total population of *S. Graecosus* in 1980. Estimates based on snout vent size (SV) at time of capture. Individuals in years 1976-1979 are the old adults of 1980: SV < 52 mm = 1 year, < 59 mm = 2 years, > 58 mm = 3 years or older (see FIG. 6). 1980 column shows the individuals of that year whose size was greater (> 52 mm) than that of the yearlings. The yearlings of 1980 are shown in the totals below.

1976			1977			1978			1979			1980	
SV	Age	AGE IN 1980	SV	Age	AGE IN 1980	SV	Age	AGE IN 1980	SV	Age	AGE IN 1980	SV	Age
40	1	5	46	1	4	44	1	3	41	1	2	55	2
43	1	5	58	2	5	46	1	3	42	1	2	56	2
54	2	6				46	1	3	44	1	2	59	3
59	3	7				47	1	3	45	1	2	60	3
						48	1	3	46	1	2	60	3
						57	2	4	47	1	2	65	4
TOTALS						58	2	4	47	1	2		
48 New Yearlings (1980)						60	3	5	48	1	2		
17 Old Yearlings (1976-1979)								50	1	2			
9 2 years old (< 59 mm)								55	2	3			
8 Older than 2 (> 58 mm)									55	2	3		
82									57	2	3		
									59	3	4		
									61	3	5		

TABLE XI Yearly population size and biomass of all species in the study area. Upper row for each year represents the total number of individuals, and lower row their weight in grams. Biomass per hectare represents the yearly totals divided by the area size (2.5 ha).

Year	SPECIES					Total In area	Numbers and biomass Per ha
	C.T.	S.O.	S.G.	U.S.	G.W.		
1976	37	34	62	34	3	168	67
	519	396	325	108	86	1434	574
1977	32	46	64	36	5	183	73
	608	638	369	111	150	1876	750
1978	43	43	71	60	6	223	89
	707	502	346	171	125	1851	740
1979	42	23	78	43	3	187	75
	643	287	458	128	75	1591	636
1980	58	20	82	60	8	228	92
	666	234	406	178	168	1647	659
1981	58	22	59	95	3	237	95
	718	257	306	276	101	1658	663
1982	59	25	51	100	6	241	96
	786	305	266	300	100	1757	703
1983	29	20	38	47	2	136	54
	511	263	214	136	51	1175	470
1984	31	15	40	37	0	123	49
	499	196	184	113	0	992	397
1985	29	29	47	40	0	145	58
	468	355	280	128	0	1231	492
1986	22	24	67	43	0	156	62
	377	314	358	126	0	1175	470
Totals	440	301	659	595	36	2029	811
	6502	3747	3512	1775	852	16387	6554
Averages per year	40	27	60	54	3	185	74
	591	341	319	161	78	1490	596
Averages per hectare	16	11	24	22	1	74	
	236	136	128	64	31	596	

TABLE XII.—The weights and snout vent lengths of each yearly population of the five species. Upper row for each year represents the adults and lower row the yearlings. SD = one standard deviation. SD not given for *G. wislizenii*.

	WEIGHT						SNOUT VENT LENGTH			
Year	N	X	SD	Range	Total	Grand total	N	X	SD	Range
				CNEMIDOPHORUS TIGRIS						
1976	25	18.8	6.1	9.0-31.0	472	519	25	83.0	8.4	70-98
	12	3.9	1.4	2.5- 7.0	47		12	53.	1.9	50-56
1977	31	19.5	4.9	10.0-27.0	604	608	31	85.2	7.8	70-98
	1	4.4	.0	.0	4		1	55.0	.0	53-54
1978	31	21.0	3.9	15.0-28.0	650	707	31	89.7	4.4	81-98
	12	4.8	.7	3.8- 5.9	57		12	56.1	2.4	53-60
1979	28	20.7	4.6	14.0-31.0	579	643	28	87.8	6.0	75-98
	14	4.5	1.0		64		14	56.0	3.2	50-60
1980	29	19.5	4.6	11.0-29.0	566	666	29	86.6	5.8	75-96
	29	3.4	.8	1.6- 5.2	100		29	50.7	3.8	39-58
1981	29	20.2	4.3	10.0-25.0	585	718	29	87.7	6.1	72-98
	29	4.6	1.0	3.1- 6.1	133		29	54.5	3.4	50-61
1982	35	19.5	3.8	11.0-28.0	683	786	35	86.7	5.6	74-97
	24	4.3	.7	3.2- 5.4	103		24	54.7	3.1	48-60
1983	29	17.6	5.6	9.0-26.0	511	511	28	85.5	6.4	69-95
	0	0	0	0 - 0.						
1984	24	19.8	3.9	12.0-26.0	476	499	24	88.9	7.1	70-99
	7	3.3	.6	2.5- 3.9	23		7	50.7	3.3	41-58
1985	19	21.8	4.5	10.0-28.0	414	468	19	90.3	8.1	71-100
	10	5.4	1.0	4.1- 7.0	54		10	59.0	3.3	54-64
1986	18	19.3	4.3	10.0-27.0	348	377	18	89.1	4.9	75-96
	4	7.3	.8	6.5- 8.0	29		4	65.0	4.6	62-69
				SCELOPORUS OCCIDENTALIS						
1976	17	18.8	2.0	15.0-22.0	319	396	17	77.9	3.3	74-86
	17	4.5	1.2	2.5- 6.6	77		17	49.8	4.2	42-59
1977	34	17.0	3.6	10.2-24.5	577	638	34	76.9	5.6	68-88
	12	5.1	1.1	4.0- 7.9	61		12	52.1	2.1	50-57
1978	22	18.3	3.3	13.0-25.0	403	502	22	79.7	5.9	70-91
	21	4.7	1.3	2.6- 7.0	99		21	52.2	4.4	43-60
1979	14	16.6	3.1	10.0-20.0	232	287	14	77.9	4.1	68-82
	9	6.1	1.5	4.3- 8.5	55		9	54.7	3.5	49-58
1980	10	19.3	2.9	16.0-24.0	193	234	10	80.3	3.0	75-84
	10	4.1	1.1	2.3- 5.6	41		10	48.7	5.5	40-55
1981	11	18.4	3.8	13.0-24.0	202	257	11	78.7	6.1	69-85
	11	5.0	1.2	3.6- 7.4	55		11	51.9	3.6	48-59
1982	15	17.3	2.5	13.0-22.0	260	305	15	77.4	5.7	62-89
	10	4.5	1.1	3.1- 6.4	45		10	49.5	5.1	42-58
1983	14	16.9	3.3	12.0-25.0	237	263	14	76.6	4.7	68-84
	6	4.4	.3	3.8- 4.6	26		6	50.3	1.2	49-52
1984	10	17.0	2.7	12.3-20.3	170	196	10	79.2	4.2	71-85
	5	5.1	0.6	4.3- 5.8	26		5	52.6	2.3	51-56
1985	12	18.8	5.8	11.0-28.0	226	355	12	80.0	6.0	68-89
	17	7.6	1.6	4.2-10.2	129		17	59.3	4.3	48-64
1986	11	20.5	4.6	16.0-31.0	226	314	11	83.3	5.3	73-91
	13	6.8	1.4	4.6- 9.6	88		13	58.7	3.2	52-62
				SCELOPORUS GRACIOSUS						
1976	30	7.4	1.4	5.0-10.5	222	325	30	59.2	3.6	54-67
	32	3.3	1.8	1.6- 7.0	103		32	44.1	3.5	35-52
1977	47	6.7	1.4	2.6-10.8	315	369	47	58.7	3.7	53-66
	17	3.2	.6	2.1- 4.4	54		17	44.4	2.9	39-50
1978	31	6.8	1.2	4.5-10.2	210	346	31	59.4	3.3	53-68
	40	3.4	.7	2.9- 5.9	136		40	46.6	2.6	40-52
1979	56	6.9	.8	5.4- 9.0	386	458	56	59.0	2.6	55-67
	22	3.3	1.0	2.2- 5.0	72		22	45.4	2.4	41-50
1980	34	7.6	1.2	5.2-10.1	257	406	34	59.7	2.8	51-65
	48	3.1	.6	2.1- 4.7	149		48	45.0	2.6	39-52
1981	31	7.1	1.0	4.8- 9.4	219	306	31	58.7	3.1	51-64
	28	3.1	.4	2.0- 3.7	87		28	44.9	2.3	39-48
1982	26	7.3	.9	5.5- 8.8	197	266	26	59.2	3.2	53-66
	25	2.8	.8	1.4- 5.4	69		25	42.8	3.5	38-51
1983	25	7.4	1.1	5.1- 9.4	185	214	25	59.0	2.9	53-65
	13	2.2	.4	1.7- 3.2	29		13	40.5	2.3	36-45
1984	16	7.4	1.3	5.1- 9.3	118	184	16	59.8	3.0	54-65
	24	2.7	.6	1.9- 4.2	66		24	42.9	2.7	39-48
1985	24	7.9	1.7	5.6-11.7	190	280	24	61.7	4.0	53-69
	23	3.9	.8	1.3- 5.4	90		23	47.7	3.2	39-52
1986	29	7.1	1.7	4.3-10.6	206	358	29	59.5	5.1	53-68
	38	4.0	.5	3.2- 4.8	152		38	49.4	1.7	45-52

Year	WEIGHT N	X	SD	Range	Total	Grand total	SNOUT VENT LENGTH N	X	SD	Range
					UTA STANSBURIANA					
1976	34	3.2	.8	1.5- 4.5	108		34	44.0	2.6	39-50
1977	36	3.7	.5	2.2- 4.0		111	36	44.8	2.5	38-49
1978	60	2.8	.6	1.7- 3.7		171	60	45.1	2.5	39-50
1979	43	3.0	.6	1.8- 4.3		128	43	45.0	2.5	40-50
1980	60	3.0	.6	1.9- 4.0		178	60	45.1	2.3	39-50
1981	95	2.9	.5	1.8- 4.7		276	95	44.1	2.2	36-53
1982	100	3.0	.8	1.1- 3.7		300	100	43.1	3.3	40-51
1983	47	2.9	.6	1.6- 3.8		196	47	45.1	2.9	40-49
1984	37	3.1	.5	2.0- 4.4		113	37	45.2	2.4	42-49
1985	40	3.2	.7	1.8- 4.6		128	40	46.5	3.3	39-45
1986	43	2.9	.5	1.6- 3.7		126	43	45.5	2.2	41-50
					GAMBELIA WISLIZENI					
1976	3	28.7		26.0-30.0	86	86	3	95.3		92-100
1977	5	30.0		18.0-35.0	150	150	5	98.6		87-112
1978	5	24.0		16.0-31.0	120	125	5	92.0		81-104
	1				5		1	55.0		
1979	3	25.0		24.0-26.0	75	75	3	97.0		92-99
1980	4	30.9		23.5-45.5	124	164	4	97.0		90-110
	4	9.9			40		4	71.0		68-74
1981	3	33.7		23.5-49.5	101	101	3	101.0		93-117
1982	3	23.0		22.0-24.7	70	100	5	101.0		90-114
	3	10.1		9.6-10.8	30		1	76.0		
1983	2	25.5		23.0-28.0	51	51	2	96.0		95-97
1984	0	0		0	0	0	0	0		0
1985	0	0		0	0	0	0	0		0
1986	0	0		0	0	0	0	0		

TABLE XIII. Clutch size based on the number of reproductive females from combined samples collected during May and June of 1976-1977

Species	Number of specimens	Mean clutch size	R	Sd	Largest ovarian oocyte	Mean SVL
C. wislizenii	7	5.43(5)	2-10	2.57	12 mm	99 mm
C. tigris	15	3.27(3)	2-4	.50	12 mm	83 mm
S. occidentalis	17	8.76(9)	6-15	2.31	9 mm	72 mm
P. platyrhinos	5	6.60(7)	5-8	1.34	8 mm	70 mm
S. graciosus	7	5.00(5)	4-6	.58	8 mm	54 mm
U. stansburiana	10	3.80(4)	3-5	.63	7 mm	44 mm

TABLE XIV. The number of reproductive females according to age. The number of animals in each age class represents the sum from all years (1976-1986) in that age class. Not all females are included because some were not palpated and others were not detected every year. Except for *U. stansburiana* reproduction in the other species begins at age two, so the yearling age class is not listed. Numbers in parentheses are percents. The first column is the percent each age class represents of the total number of females. The second represents the percent that are reproductive in each age class. Age class 1 for *U. stansburiana* is based on size. All individuals less than 46 mm S-V, were arbitrarily considered yearlings.

Age classes	Total number	Number reproductive	Age classes	Total number	Number reproductive
	CNEMIDOPHORUS TIGRIS			*SCELOPORUS OCCIDENTALIS*	
2	40 (31)	19 (48)	2	43 (53)	23 (53)
3	46 (35)	20 (43)	3	23 (28)	13 (57)
4	22 (17)	16 (73)	4-7	16 (19)	7 (44)
5	14 (11)	9 (64)			
6	7 (5)	4 (57)			
7	2 (2)	1 (50)			
	SCELOPORUS GRACIOSUS			*UTA STANSBURIANA*	
2	79 (47)	49 (62)	1	170 (58)	71 (42)
3	47 (28)	27 (57)	2	79 (27)	45 (57)
4	27 (16)	15 (56)	3	41 (14)	24 (59)
5	12 (7)	8 (67)	4	3 (1)	0 (0)
6	5 (3)	2 (40)			

TABLE XV.– Mean body, substrate and air temperatures during the period of lizard activity

Hourly		*C. TIGRIS*				SUBSTRATE				AIR			
Interval	N	X	SD	Range	N	X	SD	Range	N	X	SD	Range
9-10	19	37 4	1.9	32-39	19	31.2	4 9	23 41	19	23 4	2.4	21-29
10-11	32	37 4	6 9	34-43	32	35.0	4 4	29-42	32	25.8	2.8	21 32
11-12	29	39.0	1.5	36-41	29	38.0	5 9	23-45	29	26.0	3.6	21-35
12-1	13	38 7	2 2	35-42	13	42 5	4 9	36-52	13	29 0	2.9	27-36
1-2	7	36 1	3.1	31-40	7	32.8	11 2	20-45	7	24.9	4.7	20-30
Hourly		*S. OCCIDENTALIS*				SUBSTRATE				AIR			
Interval	N	X	SD	Range	N	X	SD	Range	N	X	SD	Range
7-8	11	29 3	2.4	24-32	11	22.7	2.2	20-26	12	21.2	2.3	18-26
8-9	5	29.6	4.8	24-36	5	23.2	3 6	18-28	5	22.4	2.6	20-26
9-10	15	32.5	2 2	28-36	22	27 5	3 0	36-34	21	24.3	3.5	18 30
10-11	17	32.0	2.7	28-40	16	28 2	4 1	22-36	21	24.6	4 1	18-32
11 12	17	32 8	2.7	28-38	14	27 9	2.5	22-30	19	24.7	2 8	20 30
12-1	17	33.6	2.5	26-36	11	31.5	4.3	24-36	15	26.5	4 1	22-32
1-2	3	34.0	2.0	32-36	3	29 3	5.0	24-34				
2-3	0				0				0			
3-4	4	34 0	2.3	32-36	4	32 5	1.9	30-34	4	28.0	1 6	26-30
4-5	0				0				0			
5-6	7	33 4	2.8	30-38	9	32.2	2.3	28-36	9	28.2	4 1	24-34
6-7	9	30 0	3.3	26-34	5	26 4	4 8	20-32	5	24 8	5 2	20-32
7-8	4	30.0	3.3	26-34	5	26 4	4 8	20-32	5	24 8	5.2	20-32
8 9	3	28.6	1.2	28-30	3	26 7	3.1	24-30	3	23.3	1.2	20-30
Hourly		*S. GRACIOSUS*				SUBSTRATE				AIR			
Interval	N	X	SD	Range	N	X	SD	Range	N	X	SD	Range
7-8	8	31.0	1.9	29-34	8	22 8	2.3	18-24	8	21 0	1.9	18-24
8-9	4	30.5	1.9	28-32	4	25.0	1.2	24-26	4	21.5	1.9	20-24
9-10	29	32.6	2.1	28-36	29	25 9	3 5	20-32	29	23 6	2 9	20-30
10-11	37	33 6	2.1	30-38	37	27 5	3.5	22-34	37	25 8	2.9	18-32
11-12	30	33.4	1.6	32-38	30	31 8	4 0	24-42	30	27 8	2 9	22-32
12-1	20	34.5	1.6	30-38	20	32.0	3.4	26-40	20	27.4	3.9	22-34
1-2	7	33.7	1.4	32-36	7	33.7	2 9	28-36	7	29.1	3.0	26-34
2-3	2	35.0			2	34.0		32-36	2	30.0	2.0	28 32
3-4	6	34 0	2 0	32-36	6	33.3	4 5	26-38	6	29 0	2.8	26-32
4-5	7	36.0	1.6	34-38	7	35 4	2 5	32-40	7	31 9	3.5	26-36
5-6	15	34.4	1 8	32-38	15	34.0	4.1	26-40	15	30.3	3.2	20-34
6-7	13	32 0	2 0	28-34	13	30 8	2.7	24-34	13	28 8	1.7	24-30
7-8	0				0				0			
8 9	8	28 5	1 4	26-30	8	25	4 3	18-30	8	24.0	2.4	20-28
Hourly		*U. STANSBURIANA*				SUBSTRATE				AIR			
Interval	N	X	SD	Range	N	X	SD	Range	N	X	SD	Range
8-9	3	32 0	3 5	39 34	3	24.7	1.2	24 26	3	22 0	2.0	20 24
9 10	12	32 3	1 4	30-34	12	28 3	3 9	28-34	12	23 5	2.4	20-28
10-11	13	33.7	2.1	30-38	13	29 8	3.6	24-36	13	24 8	3.3	20 32
11-12	26	34.5	2.2	30-38	26	33.5	2 9	28-40	26	26.8	3.1	20-32
12-1	12	34.5	2.1	32-38	12	38.4	3.0	34-42	12	26 8	5.0	22 34
1 2	5	34 4	2 6	30-36	5	37.5	1.0	36-38	5	28 4	3.6	22-32
2-3	4	34.5	1 9	32-36	4	28 0	7.3	20-36	4	25 0	3.5	22 28
3-4	8	33 8	2 0	32-38	8	31.5	3 6	26-36	8	28.3	1.7	26-32
4-5	4	36.5	1 9	34-38	4	40.5	5.3	36-48	4	33.0	2.0	30 34
5 6	3	34.7	1 2	34-36	3	35.3	4 1	32-40	3	33.3	1.2	32-34
6-7	4	36.0	2 8	32-38	4	33.0	1.2	32-34	4	29.0	1.2	28 30
Hourly		*G. WISLIZENII*				SUBSTRATE				AIR			
Interval	N	X	SD	Range	N	X	SD	Range	N	X	SD	Range
10-11	4	38 8	1.0	37-39	4	36.3	4 5	31-40	4	26 8	4 1	22-32
12-1	6	37.8	1.2	36-39	6	32.7	4 9	25-37	6	28.5	4.9	20-35

TABLE XVI – Average monthly temperatures (C) in Callao Utah from 1965 to 1985 (ANN = Annual)

YEAR	JAN	FEB	MAR	APR	MAY	JUN	JUL	AUG	SEP	OCT	NOV	DEC	ANN
1965	.61	1 28	2.61	10.00	11.9	17.9	22.3	21.0	13.1	10.70	6.22	-3 22	9 61
1966	-2.50	-1.00	4 50	8.56	16 2	18.9	24.9	22.3	18.4	8.67	4.28	-3 28	10 00
1967	-2.50	2 44	6.39	6.67	13.2	16.2	23 1	22 4	17.5	10.10	4.94	-3 56	9.72
1968	-4.44	3.39	6 56	7.33	13 6	18 9	23.1	19 3	15 4	9 44	3.44	-3 50	9 39
1969	.61	-.61	2.56	9 72	17.1	17.1	23.1	23.0	18.5	7.00	1.94	-1 17	9 89
1970	.11	2.89	4.44	6.67	13 7	18.6	22.8	22.9	13.9	7 61	4.50	4 94	9 44
1971	-.89	1.28	3.83	7 89	12.8	18.3	22.4	22.6	14.6	7.61	1 22	-2.11	9 13
1972	-1 50	1.22	7.50	8.83	14.3	19 8	23 3	21.4	15.9	10.10	2.50	6 11	9 78
1973	-7.28	-.06	3.83	8 00	14.9	18.5	21 7	22 2	14 9	9.77	3 44	.72	9 22
1974	-2 22	.50	7.39	8.28	14.2	20.7	23.2	20 2	16.8	10.10	3.72	-1 78	10 10
1975	-2.72	.61	4.72	5.39	11.9	17.0	23.7	20.3	16.4	9.61	1.61	- 39	9 00
1976	-2 44	.89	2.56	9.00	15.4	18.0	23.9	20.1	17.2	9.08	3.50	-4 22	9 39
1977	-3.16	.78	2 94	11.40	11 8	21.0	22 9	22.6	17.2	10 80	4 56	2 61	10.40
1978	1.22	3.83	8.11	9 11	12.8	18.3	22.5	21.2	15.1	10.70	2.39	-4 61	10 10
1979	-7.83	-.79	5 22	9.33	14 9	19.6	23 1	22 1	19.2	12 00	.28	2 33	9 56
1980	-1.06	.61	4.00	10 30	12.2	18.4	23.2	20.8	16.5	9.39	3.50	- 33	9 78
1981	-1.28	1.67	5.94	10.80	13 4	20 1	23.4	23.4	18.2	9 27	5.28	- 11	10 90
1982	-2.11	.06	5 11	7.78	13.1	17.7	22 2	23 6	15 8	7.61	1 61	-1 39	9 28
1983	-1.44	2.56	6.39	7.33	12.2	18 1	22.3	22 8	17.4	10.70	4.67	-1 22	10 20
1984	-9.11	-7.67	2.78	7.67	14 8	17.2	23.2	22.5	17.0	7.61	3.78	3 72	8.00
1985	-5.60	-2.30	3.67	11.60	16.7	20.5	23.9	22.1	14.8	6.23	3.05	-1 23	9 45

Data collected from the NOAA Climatological Data Annual Summary Utah,Vol 67 through 86, CallaoStation

TABLE XVII.– Monthly precipitation (Cm) in Callao Utah from 1965 to 1985

YEAR	JAN	FEB	MAR	APR	MAY	JUN	JUL	AUG	SEP	OCT	NOV	DEC	ANN
1965	.36	1.24	.56	.81	1 29	1 42	2.92	4 34	4 67	.03	.53	1.34	19 51
1966	.38	.25	.10	.23	.56	.71	.48	.71	2.13	.00	.36	1.93	7.84
1967	.43	.00	.43	2.11	3.09	7 16	1.62	.53	2.26	.94	13	.66	19.36
1968	.71	1.98	1.27	.51	2.00	4.92	2.35	3.05	.28	2.16	.99	1.29	21.51
1969	.45	3.35	.18	.71	.00	6.48	.71	.79	.56	3.09	.00	.25	16.56
1970	.03	38	.23	1.55	.03	3.68	2.29	2.96	.43	.69	1.19	2.16	13.34
1971	.18	.48	00	4 04	2.79	.58	.33	.36	.18	3 45	.43	.99	13.51
1972	.18	.28	.00	1.12	.00	.40	.33	.84	1.29	1.01	.81	.15	6.41
1973	.63	.96	2 21	.76	.45	.96	3.65	1.37	.00	.53	1.98	.13	14 12
1974	1.01	.13	.36	.05	1 17	.00	.83	.10	.00	3.40	2.64	.13	9.82
1975	.13	.03	1.73	1.60	1.82	1 68	2.49	91	61	3.04	.66	.48	15.18
1976	.13	.97	.31	.81	.86	.00	91	2.18	1.45	1.75	38	.00	9.95
1977	.53	.25	.58	.10	7.82	.23	1.29	3.12	.43	.00	.00	.20	14.35
1978	1 09	2.90	1.73	1.78	.83	.00	.43	1.27	1.04	.10	2.36	1.19	14.72
1979	1.27	.89	.76	.66	1.07	1.19	.51	.41	00	2 77	.36	.05	9 95
1980	1.47	1.42	1.29	.71	3 98	1.23	.66	.69	1.80	1.01	1.22	.93	15.98
1981	.33	.00	3 67	1.01	5 99	.25	.74	.00	1.19	7 63	.45	1 50	22.17
1982	.36	.20	.51	30	2.96	1 04	1.85	1.98	10.36	1.93	.41	.56	21.97
1983	1 65	1.65	23	2 29	.66	1.98	.15	7 90	1.78	1.14	1.02	2 16	22.66
1984	.93	23	2.56	3.35	.13	2.03	5.77	3.73	.46	1.32	41	.91	21.87
1985	64	.33	1.12	.20	1.68	.86	2.39	.18	2.18				

TABLE XVIII – Vegetative analysis from five quadrats of the study area during June 1980 – 1985. Each quadrat is listed by its corner markers. Numbers in columns are counts of each species per year per quadrat, except Cheatgrass which cannot be counted. Percent Cheatgrass represents approximate amount covering open ground. Dash means counts were not made. Order of dominance is based on amount of shade. See text for scientific names. Due to large number of mustards in 1983, the estimates were determined by counting all individuals in one square meter and multiplying by total area of the quadrat. Major changes in density of long lived perennial bushes such as Big Sage, Shadscale and Broomweed were due to growth of new seedlings.

	QUADRATS AND YEARS																											
	2A – 2D 3A – 3B						2C – 2D 3C – 3D						2E – 2F 3E – 3F						2J – 2K 3J – 3K						2L – 2M 3L – 3M					
	80	81	82	83	84	85	80	81	82	83	84	85	80	81	82	83	84	85	80	81	82	83	84	85	80	81	82	83	84	85
Pinon Pine (P)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	4	4	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniper	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Greasewood (GW)	15	26	24	21	25	25	15	13	15	13	16	14	8	8	10	9	8	8	98	72	97	102	88	86	21	20	20	19	22	19
Big Sage (BS)	17	4	8	9	9	10	17	26	25	25	29	30	54	46	46	61	60	54	14	23	34	55	47	47	70	71	58	58	70	54
Horsebrush (HB)	14	13	10	15	12	12	40	31	31	34	32	28	15	12	8	11	7	10	2	0	0	0	0	0	4	7	2	4	2	3
B. Rabbitbrush (BR)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	10	12	15	27	29	44	1	0	0	0	0	0
L. Rabbitbrush (LR)	—	22	18	34	20	26	—	20	18	20	16	21	—	25	26	42	40	21	—	8	9	9	8	6	—	44	29	36	34	24
Indian Tea	11	11	11	9	14	13	7	7	5	4	6	6	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	15	6	3	4	2	3
Shadscale(SS)	52	41	39	62	65	48	37	32	33	41	34	34	14	10	15	13	14	10	58	38	49	55	55	49	—	30	23	32	34	35
Hopsage	—	—	1	2	1	1	—	2	—	2	1	2	—	2	—	1	2	2	—	—	—	0	0	0	—	—	9	8	5	4
Broomweed (BW)	—	24	24	16	45	18	—	19	15	13	15	12	—	14	12	19	23	30		1	1	1	9	7	—	4	3	3	6	5
Yucca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Barrel Cactus	0	0	0	0	0	0	3	1	2	1	2	2	1	3	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0
Prickley Pear	0	0	0	0	1	1	8	7	4	6	9	9	4	4	2	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Locoweed	0	3	1	3	1	0	2	6	1	2	2	0	20	15	4	10	3	3	18	12	7	1	3	0	2	9	0	3	1	0
Halogeton	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	26	0	0	0	0
Globe Mallow	3	0	1	3	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	4	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Grey Molley	—	16	14	22	17	—	—	8	16	14	6	—	—	9	14	13	11	—	—	0	1	0	0	—	—	0	0	0	0	
Desert Dandelion	7	1	0	9	5	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Galleta Grass	300	200	402	373	2.4K	2.5K	300	235	616	445	2.5K	2.4K	470	220	470	521	2.8K	1.9K	140	150	200	163	1.5K	700	80	68	83	77	600	300
Indiannce Grass	—	1	1	0	3	0	—	8	9	10	6	7	—	0	8	7	2	2	—	4	8	6	8	0	—	0	0	0	0	0
Cheat Grass	90%	40%	50%	70%	20%	5%	90%	25%	60%	75%	40%	8%	50%	.0%	20%	40%	7%	2%	10%	5%	5%	5%	10%	5%	2%	2%	5%	5%	10%	2%
Mustard	8	300	0	15K	2.8K	0	70	200	35	10K	1.5K	0	70	20	30	1.4K	633	0	725	1	2K	30K	2.2K	0	600	3	100	2.7K	3.2K	0
Thistle	0	1	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Evening Primrose	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Order Of 1	GW	GW	GW	GW	GW	GW	GW	HB	GW	GW	GW	GW	BS	BS	BS	BS	BS	BS	GW	GW	GW	GW	GW	GW	GW	BS	BS	BS	BS	BS
Dominance 2	BW	LR	HB	HB	HB	HB	HB	GW	HB	HB	HB	BS	GW	GW	GW	GW	GW	GW	BS	BS	BS	BS	BS	BS	LR	GW	GW	GW	GW	CW
3	HB	HB	SS	LR	LR	LR	BS	BS	BS	BS	BS	HB	HB	P	P	P	P	P	BS	LR	SS	BR	LR	LR	BW	GW	LR	LR	LR	LR
Total Cover %	35	30	30	25	42	35	32	35	32	35	40	42	23	25	30	35	37	33	35	40	40	55	35	47	22	20	20	30	25	25

Bull. Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 151-166

AGRO-ÉCOLOGIE DES LANDES ET HERBAGES DE L'ÉTAGE MONTAGNARD DU MASSIF DU SANCY (MASSIF CENTRAL, FRANCE)*

Josée GUEUGNOT[1], Patrick COQUILLARD[1], Yves MICHELIN[2] et Philippe JOUGLA [2]

[1] *Ecologie Végétale et Cellulaire - Faculté de Pharmacie, Place H. Dunant, 63000 Clermont-Ferrand, France.*
[2] *Parc Naturel Régional des Volcans d'Auvergne, Montlosier, 63970 Aydat.*

SUMMARY
(original scientific paper)

AGRO-ECOLOGY OF HIGHLANDER HEATHLANDS AND GRASSLANDS OF MASSIF DU SANCY (MASSIF CENTRAL, FRANCE).
The Massif du Sancy is the subject of a large study enabling the establishment of an ecological map. In this study, the authors present the main results about highlander herbaceous and chamaephytic ecosystems.
A floristic analysis discovered 11 plant communities which varie according to elevation, grasslands belonging to Cynosurion *or* Violion, *heaths belonging to* Cytision *or* Nardo-Callunetea.
A Correspondance Analysis (CA) of a contingency table (plant species x pedologic and stationnal variables) showed that bedrock plays an important role in the establishment of these openfield groupements and that plant distribution depends on aluminic toxicity. We can set up groups of species characterizing the local conditions.
The agricultural impact has been investigated in two ways : firstly, a typology of farmers showing 4 classes, then a CA on a contingency table (agricultural variables x environmental variables). We can see that agronomical variables depend on economical constraints which influence cultivator's management. Agronomical practices seem to have a greater influence on the physionomical aspect of the plant communities than on their floristic composition.

KEY WORDS . Heathlands - Grasslands - Correspondance Analysis - Influence of agricultural practices - Volcanic materials - French Massif Central.

RÉSUMÉ
(travail original)

Le Massif du Sancy fait l'objet d'une large étude en vue de l'élaboration d'une carte écologique. Les auteurs exposent ici les résultats concernant les landes et herbages de l'étage montagnard.
Une analyse floristique a mis en évidence 11 groupements rattachés, suivant l'altitude, au Cynosurion *ou au* Violion *pour les milieux herbacés et au* Cytision *ou aux* Nardo-callunetea *pour les milieux chaméphytiques.*
Les résultats d'une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) sur un tableau de contingence espèces x variables pédologiques et stationnelles ont montré le rôle prépondérant de la nature de la roche mère dans l'établissement de ces groupements en milieux ouverts, et ont fait ressortir l'importance de la toxicité aluminique sur la répartition des espèces. Des groupes d'espèces indicatrices de conditions stationnelles ont pu être établis.
L'étude de l'impact des pratiques agricoles s'est faite en deux temps : une typologie des exploitants avec mise en évidence de 4 classes de système d'exploitation puis une AFC sur un tableau de contingence variables agronomiques x variables de l'environnement (incluant le système d'exploitation). On peut noter que les variables liées à l'agriculture sont fluctuantes dans le temps (à court et moyen terme) car dépendantes des contraintes économiques qui pèsent sur les exploitants et donc sur le choix des pratiques mises en jeu , ces dernières semblent intervenir plus sur l'aspect physionomique des groupements que sur leur composition floristique.

MOTS CLÉS Landes - Herbages - Analyse Factorielle des Correspondances - Impact des pratiques agricoles - Matériaux volcaniques - Massif Central français.

* Manuscrit reçu le 15 décembre 1992 , version révisée acceptée pour publication le 23 juin 1993

INTRODUCTION

Les paysages et les écosystèmes du Massif du Sancy (encore appelé Massif des Monts Dore) ont subi depuis le début du siècle des mutations importantes.

Aux modifications consécutives à la dépression de 1929-1955 (progression des landes et des friches en particulier) et à la mécanisation et l'intensification qui ont suivi (TUMS, 1976) sont venus s'ajouter plus récemment les bouleversements liés aux contraintes socio-économiques imposées au monde agricole d'une part, et au développement des sports d'hiver et du « tourisme vert » d'autre part.

Ces mutations successives et intenses ont fait apparaître le besoin aigu d'un outil de gestion à l'échelle du Massif. Un programme de cartographie au 1/25 000 est venu, en partie, le combler (COQUILLARD *et al.*, 1993).

Nous exposons ici les principaux résultats relatifs aux milieux herbacés et ligneux bas de l'étage montagnard (1000-1450 m environ), au travers de trois thèmes : les relations sol-végétation, le déterminisme édaphique des groupements végétaux et l'impact des pratiques agricoles. Ces thèmes dores et déjà abordés par DE MONTARD & GACHON (1978, a et b) sont repris ici sur la base d'un plus large échantillonnage et surtout par l'analyse numérique de tableaux de contingence disjonctés mettant en relation les espèces et des variables pédologiques et environnementales d'une part, des variables de l'agriculture et des variables de l'environnement d'autre part ; cette approche permet, à la différence des travaux antérieurs, de rendre objectives les corrélations entre les variables étudiées. Enfin, la prise en compte des variables phytosociologiques (groupements et successions), réactualisées récemment, met en lumière l'incidence des pratiques agricoles dans le déterminisme des groupements.

SITE D'ÉTUDE

RELIEF

Avec 1885 m d'altitude au Puy de Sancy, le Massif des Monts Dore forme un ensemble de moyenne montagne. Une suite de sommets dessine une ligne nord-sud, bordée par deux vallées glaciaires profondes, au nord la vallée de la Dordogne, à l'est le Val de Chaudefour. S'y ajoutent quelques creusements moins accentués : au sud, les cirques de la Fontaine Salée (val de la Tarentaine) et de Super-Besse, la vallée de la Couze Pavin ; au nord-est, les ruisseaux de Fredet et de Chadeyre. Au nord-ouest, le groupe de la Banne d'Ordanche constitue un ensemble planitaire bien individualisé à 1400 m d'altitude. Enfin, à l'ouest comme à l'est, le massif s'abaisse en de vastes étendues peu pentues jusqu'à des altitudes proches de 1000 m (Montagne de Chambourguet, Plaine des Moutons)

CLIMAT

L'ensemble du massif bénéficie d'un climat à forte influence océanique. Les hauteurs de pluie varient de 1250 à 1900 mm (TAB. I). FRAIN *et al.* (1986) admettent que les précipitations atteignent au moins 2400 mm aux altitudes supérieures à 1600 m (FIG. 1). Le phénomène d'effet de foehn général à la ligne de crête du Massif Central (OZENDA, 1985 ; DOCHE, 1986 ; COQUILLARD *et al.*, 1988b) est particulièrement net : 1733 mm au Mont-Dore (1050 m) à l'ouest, 1247 mm à Besse-en-chandesse (1060 m) à l'est. La comparaison de l'indice de Gams (continentalité hydrique relative, *in* MICHALET, 1991) pour ces deux stations montre que cet effet serait équivalent à une perte altitudinale, importante à l'échelle du massif, de 300 m du côté est.

Les précipitations neigeuses, quoique irrégulières, s'étalent de novembre à avril, quelques chutes pouvant exceptionnellement se produire en mai ou octobre.

Le caractère essentiel des températures relevées dans le massif est leur faiblesse, leur moyenne annuelle est de 6 à 8°C. Cependant, il a été mis en évidence une fréquence élevée d'alternances quotidiennes gel/dégel durant l'hiver.

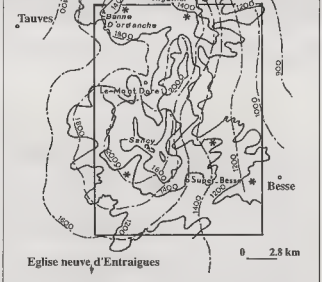


FIG. 1 – Relief (traits pleins) et pluviométrie (traits discontinus) dans les Monts Dore (*in* DE MONTARD & GACHON, 1978 a, modifié). Situation de la zone d'étude, localisation des stations météorologiques, localisation des 5 sites d'enquêtes agricoles (*).
Relief (continued lines) and annual precipitation (discontinued lines) in the Monts Dore (in DE MONTARD & GACHON, 1978 a, modified). Situation of the studied area, location of the meteorological stations, location of the 5 places where agricultural investigations have been realized (*).

TABLEAU I.– Altitude, angle de Gams, précipitations (Njn : nombre de jours de neige, Njg : nombre de jours de gel) et températures (T : température moyenne annuelle, mabs : minimum absolu, mmin : moyenne des minima). Valeurs normées 1951-1980 ; * : valeurs 1985-1991. ND : non déterminé

*Altitude, Gams angle, Precipitations (Njn : number of snowy days, Njg : number of freezing days) and temperature (T : average annual temperature, mabs : absolute minimum, mmin : average of minima). Standard values 1951-1980 ; * : values 1985-1991. ND : unknown.*

	Alt m	Gams °	P mm	Njn* –	T °C	mabs* °C	mmin °C	Njg* –
à l'ouest								
Le Mont-Dore	1050	31°2	1733	79	6,9	-15,4	3,0	126
Tauves	860	32°3	1343	53	8,6*	-16,0	3,8*	105
Egliseneuve d'Ent.	960	31°6	1535	ND	7,0	ND	ND	ND
Rochefort-Montagne	890	33°7	1275	53	ND	ND	ND	ND
à l'est								
Besse en Chandesse	1060	40°5	1247	54	6,3	-15,6	3,0	125
Saulzet le Froid	1160	44°3	1184	74	7,1*	-15,1	2,7*	135
Super-Besse	1340	34°*	1962*	60	6,3*	15,5	2,9*	124

TABLEAU II – Composition chimique partielle de quelques roches des Mont Dore (en %). D'après AUTRAN *et al.*, 1979 (partiel, modifié). 1 : ponce rhyolitique ; 2 : rhyolite ; 3 : ponce trachytique ; 4 : phonolite ; 5 : sancyite ; 6 : doréite ; 7 : hawaïte

Partial chemical composition of some rocks in the Monts Dore (in %). According to AUTRAN et al. *1979 (partial, modified) 1 : Rhyolitic pumice ; 2 : Rhyolite ; 3 : Trachytic pumice ; 4 : Phonolite ; 5 : Sancyite ; 6 : Doreite ; 7 : Hawaite.*

	1	2	3	4	5	6	7
SiO_2	71,90	68,43	60.60	59,24	58,70	52,71	48,70
CaO	0,40	0,70	1,90	4,90	5,75	6,82	10,95
AlO_3	15,30	16,74	17,80	18,20	16,05	18,23	13.25
FeOx	1,20	1,77	2,46	2,86	8,20	3,47	10,95
MgO	0,35	0,33	0,20	0,38	0,35	4,47	5,60
Na_2O	3,65	6,10	5,10	5,84	5,05	4,35	3,20
K2O	4,35	5,15	5,30	5,15	4,38	3,50	0,95

Trente-huit jours par an, en moyenne, de vents forts (> 58 km/h) font de l'Auvergne une région ventée. Les vents de 110 km/h et plus, de directions privilégiées sud et ouest, sont exceptionnels en plaine (Station Météorologique de Clermont-Ferrand) mais de fréquence sans doute plus élevée en altitude.

GÉOLOGIE

Les Monts Dore sont un strato-volcan couvrant 500 km², orienté nord-sud, dont l'histoire débute il y a 19 millions d'années et s'achève avec l'explosion phréatomagmatique du lac Pavin, vers 5 900 ans BP (PETERLONGO, 1978).

Plusieurs épisodes éruptifs se sont succédés pour mettre en place sur le socle hercynien, d'une part des produits pyroclastiques (ponces, cinérites, scories stromboliennes, brèches), localement remaniés par de minces niveaux volcano-détritiques, d'autre part des dômes massifs (rhyolites, doréites, sancyites, ordanchites, phonolites) et des coulées plus fluides de trachyandésites ou de basaltes (ankaramites, basanites, hawaïtes).

La composition partielle de ces matériaux est donnée dans le tableau II. On notera la variabilité des teneurs en silice, carbonates, oxydes de fer et magnésium, ainsi que les teneurs élevées en oxydes d'aluminium.

PÉDOLOGIE

Les sols rencontrés dans le massif sont issus de processus pédogénétiques particuliers affectant les matériaux volcaniques, rangés classiquement dans les roches siliceuses. En effet, les différences de granulométrie de ces matériaux (laves massives, ponces, cendres, scories, ignimbrites diverses, tuffs, lahars…), et les variabilités de potentiel d'altérabilité, mais aussi le climat, par sa composante altitudinale surtout, modifient les cinétiques et les processus d'altération (hydrolyse et complexolyse) et d'humification (formation et maturation) (HÉTIER, 1975).

L'essentiel des sols peut être rangé dans les trois classes suivantes (DUCHAUFOUR, 1984) : rankers et andosols, podzols, sols brunifiés. Les conditions stationnelles intermédiaires induisent des sols de types intergrades

(bruns andiques, rankers cryptopodzoliques, andopodzols...) très largement représentés, voire majoritaires. La podzolisation, phénomène assez général au massif, affecte tout type de sols (andopodzols, sols ocre-podzoliques, rankers cryptopodzoliques) et semble prendre le relais de l'andosolisation dès que le matériau s'acidifie fortement. Le colluvionnement (apports latéraux et présence de cailloux à altération rapide), facteur stationnel particulièrement important pour le déterminisme des groupements, a pour conséquence de compenser l'acidité du matériau sous-jacent et de rapprocher le profil des sols du type andique. Les sols brunifiés (bruns andiques ou ocreux) s'établissent sur des laves de composition chimique intermédiaire (trachyandésites s.l) et là encore, les conditions stationnelles de pente et de granulation influent directement sur l'intensité des processus de brunification.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

L'étude des milieux herbacés et des landes à ligneux bas a été conduite en trois étapes, identification des groupements et de leurs relations dynamiques (successions en présence), mise en évidence d'espèces indicatrices et des facteurs principaux qui régissent l'écologie des groupements, typologie des systèmes d'exploitation et évaluation de l'impact des pratiques agricoles sur le déterminisme des groupements.

Les relevés sigmatistes au nombre de 289 (112 pour les formations herbacées et 177 pour les landes) accompagnés de variables stationnelles, 14 prélèvements pédologiques effectués dans le sommet du premier horizon non humique (4 dans des milieux herbacés purs et 10 dans des landes à recouvrement ligneux bas très différents) et 41 enquêtes agronomiques réalisées auprès d'exploitants individuels et de coopératives constituent les trois ensembles de données recueillies pour cette étude.

Les variables de l'environnement, pédologiques et stationnelles, au nombre de 26 (TAB. III) sont les suivantes : humidité à 105° (HU), argiles (AR), limons totaux (LT), sables totaux (ST), carbone organique (Cor), azote total (NT), C/N, pH, capacité d'échange cationique (T), Ca^{++}, NA^{+}, Mg^{++}, K^{+}, somme des bases échangeables (S), S/T, aluminium échangeable (Ale), aluminium libre/total (Al), fer libre/total (Fe), profondeur de sol (Sol), pourcentage de cailloux : ø < 5 cm (PC), ø > 5 cm (GC), pente (PE), altitude (Alt), indice thermique d'exposition (Ct) (COQUILLARD, 1993), recouvrement ligneux bas (RLb), roche-mère (RM).

Les 41 enquêtes agronomiques ont été réalisées à la suite d'un recensement exhaustif des agriculteurs exploitant des sites représentatifs de situations écologiques contrastées (5 sites répartis autour du massif ont été sélectionnés à la suite de l'analyse écologique et de l'examen des données cadastrales disponibles). Dans un premier temps, le dépouillement d'un questionnaire a permis de retenir 20 variables caractérisant la parcelle, l'exploitation, le mode de gestion de l'estive et les projets de l'agriculteur.

Pour 32 individus-parcelles pour lesquels nous disposions à la fois de données phytoécologiques et des caractéristiques d'exploitation, les 17 variables les plus pertinentes de l'analyse précédente ont été retenues (TAB. IV) : nature du contrat (CON), superficie de la parcelle (SUP), cloisonnement (DIV), état des bâtiments (BAT), accessibilité (ACC), distance à l'exploitation (DIS), type de production (PRD), durée (DUR) et chargement de l'estive (CHA), type d'animaux estivés, vaches (VAC), chevaux (CHE), mode de pâturage (PAT), traitement des refus (REF), fertilisation et amendement (ENG), épandage de fumier (FUM), dates de défrichage (DFR) et d'abandon (ABN) éventuels. Elles ont été croisées avec les 7 variables suivantes (TAB. V) : groupement floristique de la parcelle (GRP soit 7 groupements dénombrés sur les 5 sites sélectionnés), % de recouvrement ligneux bas (DLI), succession du groupement (SUC), altitude (ALT), exposition (EXP), valeur pastorale du groupement (VPA) (méthode de *Delpech*, 1976), classe d'agriculteur (CLA) établie à partir de la typologie des systèmes d'exploitation (voir Impact des pratiques agricoles). Cette dernière est ici conçue comme l'une des contraintes des milieux et l'on peut s'interroger sur l'opportunité de croiser une variable « système d'exploitation » avec un ensemble dont elle est issue. Une analyse excluant cette variable montre qu'elle modifie peu les corrélations au sein de la matrice (*cf. infra*).

Ces travaux ont été réalisés grâce aux méthodes classiques : Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) pour l'analyse floristique, la typologie des systèmes d'exploitation, l'analyse des deux tableaux de contingence, espèces x variables de l'environnement, variables des systèmes d'exploitation x variables de l'environnement, Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) (partition au sein des matrices à partir des résultats des six premiers axes des AFC) pour l'identification des groupements, l'identification des systèmes d'exploitation ayant été validée en outre par une partition des centres mobiles. Nous avons utilisé les logiciels BIOMECO (Groupe de Biométrie, CEPE/CNRS, Montpellier) et BIOPHYTO (P. COQUILLARD, Ecologie végétale et cellulaire, Clermont-Ferrand).

RÉSULTATS

ANALYSE DES RELATIONS ENTRE L'ÉDAPHOLOGIE ET LA VÉGÉTATION ; RECHERCHE D' ESPÈCES INDICATRICES

L'analyse écologique repose sur une AFC d'un tableau de contingence de 82 espèces végétales et 76 modalités pour les 26 variables échantillonnées. Les valeurs des bornes pour chacune de ces modalités sont données dans le tableau III.

L'analyse a fait ressortir les résultats suivants :

L'axe 1 (FIG. 2 A et B) oppose des modalités propres à des andosols (Ensemble I), relativement profonds (Sol2), établis en basse altitude (Alt1) et situation plantaire (PE1) sur roche-mère basique (RM1) à des sols peu profonds (Sol1) de type ranker cryptopodzolique (Ensemble III) marqués par l'oligotrophie, formés sur roches acides (RM4), en altitude (Alt3).

En partie gauche, les sols sont limoneux (LT3), riches en bases échangeables (S3), à pH élevé (pH2). On constate un faible taux d'aluminium échangeable (Ale1) et des taux moyens d'argile et carbone organique (AR2, Cor2). Les espèces liées à ces conditions sont des espèces de basse altitude (relativement à la dition), eutrophes, neutroclines et alumino-sensibles ; on remarquera surtout *Lotus corniculatus*, *Plantago lanceolata*, *Avenula pubescens*, *Veronica chamaedrys*, *Poa pratensis*, *Lathyrus pratensis*, *Cytisus scoparius*.

A l'opposé, les sols sont caractérisés par des taux élevés d'aluminium échangeable (Ale3), de carbone orga-

TABLEAU III. - Bornes supérieures des modalités de 26 variables pédologiques et écologiques échantillonnées. Hawaite (H), Basalte (B) Ordanchite (O), Dorite (D), Trachyandésite (Ta), Sancyite (S), Phonolite (P), Trachyte (T), Rhyolite (R), Ponces (P). Autres abréviations dans le texte.

Upper values of the modalities for 26 pedological and ecological sampled variables. Hawaite (H), Basalt (B), Ordanchite (O), Dorite (D), Trachyandesite (Ta), Sancyite (S), Phonolite (P), Trachyte (T), Rhyolite (R), Pumices (P). The other abbreviations are in the text.

	HU %	AR g/kg	LT g/kg	ST g/kg	Cor g/kg	NT g/kg	C/N g/kg	pH –	T meq	Ca^{++} meq	Na^{+} meq	Mg^{++} meq	K^{+} meq
1	59	133	414	285	66	5,28	11,48	5,0	25,7	0,5	0,06	0,2	0,2
2	85	195	493	307	118,7	9,15	12,95	5,4	38,6	2,3	0,12	0,48	0,35
3	126	353	567	605	199,1	14,45	21,76	–	64,3	–	–	–	–
4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

	S meq –	S/T meq	Ale meq	Fe meq	Al meq	Sol cm	Pc %	Gc %	PE °	Alt m	Ct –	Rlb %	RM
1	0,64	1,9	2,5	40,1	26,3	30	5	5	10	1230	0,13	5	H,B
2	1,15	2,3	3,6	49,4	39,1	45	15	10	15	1370	2,68	30	O,D,Ta
3	2,95	3,0	13,9	72,7	70,0	70	> 15	> 10	30	1420	3,60	75	S,P
4	–	11,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	100	T,R,P

TABLEAU IV. - Bornes et descriptions des modalités des 17 variables de système d'exploitation. Abréviations dans le texte.

Upper values and descriptions of the modalities for 17 agronomical variables. The abbreviations are in the text.

	CON	SUP (ha)	DIV	BAT	ACC	DIS
1	propriétaire	0 < SUP < 25	nulle	bon état	sentier	0 < D < 5
2	bail écrit	25 < SUP < 50	pâturage	corral bon état	mauvaise piste	5 < D < 20
3	vente d'herbe	50 < SUP < 100	allotement	corral précaire	bonne piste	20 < D < 98
4	–	100 < SUP < 500	abandon	pas de bâtiment	route	98 < D < 500
5	–	–	–	–	–	–

	CHA (animaux)	DFR	ABN	PAT	PRD
1	0 < CHA <50	nul	jamais	gardiennage	vaches allaitantes
2	50 < CHA<80	avant 1960	avant 1960	tournant	vaches laitières
3	80 < CHA<120	1960–1975	1960–1975	libre	troupeau mixte
4	120 < CHA<500	depuis 1975	depuis 1975	–	double troupeau
5	–	–	–	–	autre

	DUR (jours)	REF	ENG	FUM	CHE	VAC
1	0 < DUR < 120	nul	nul	nul	oui	oui
2	120 < DUR < 130	except.	except.	except.	non	non
3	130 < DUR < 140	régulier	régulier	régulier		
4	140 < DUR < 150	–	–	–	–	–
5	150 < DUR < 361	–	–	–	–	–

Tableau V.– Bornes et descriptions des modalités des 7 variables environnementales. Abréviations dans le texte.
Upper values and descriptions of the modalities for 7 environmental variables. The abbreviations are in the text

	GRP	EXP	CLA
1	*Plantago-Cynosuretum* (1200-1270 m)	S	non-agriculteurs
2	*Polygalo-Nardetum* type (1350 m) surpâturage	W	coopérateurs
3	*Polygalo-Nardetum* (pâturage équilibré)	SW	producteurs laitiers
4	*Polygalo-Nardetum* (1400 m environ)	E	traditionnels locaux
5	*Plantago-Cynosuretum* (1000-1200 m)	SSE	–
6	*Teucrio-Cytisetum*	NE	–
7	*Cariçi-Callunetum* (1200-1450 m)	SE	–
8	–	N	–

	VPA %	DLI m	ALT	SUC
1	11	0	1280	*Asperulo-fagenion*
2	19	30 << 50	1360	*Luzulo-fagenion*
3	25	>50	1430	–
4	35	–	–	–
5	–	–	–	–
6	–	–	–	–
7	–	–	–	–
8		–	–	–

nique (Cor3) et d'argile (AR3), avec des valeurs moyennes pour les bases échangeables (S2, S/T2). On note la présence d'édificatrices de landes, *Cytisus purgans*, *Genista pilosa*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus* et *V. uliginosum* parmi les espèces qui sont donc oligotrophes, acidophiles et tolérantes à indifférentes à l'aluminium. *Teucrium scorodonia*, *Arnica montana*, *Polygonum bistorta*, *Solidago virga-aurea*, *Veronica officinalis*, *Galium saxatile* et *Carex pilulifera* sont également électives de ces conditions.

Sur la partie négative de l'axe 2 (Ensemble II) ont contribué les modalités qui caractérisent des conditions mésophiles (Fig. 2 A et B). Ce sont des sols ayant une bonne capacité de rétention, peu drainants. L'aluminium échangeable (Ale3) ainsi que la matière organique (HU3, Cor3, NT3) ont les taux les plus élevés. Ces sols sont formés sur roches basiques (RM1), en expositions chaudes (Ct3). *Cerastium fontanum*, *Danthonia decumbens*, *Rumex acetosella*, *Potentilla aurea*, *Luzula vulgaris* ainsi que *Festuca lemanii* et *Leontodon pyrenaicus*, espèces électives de ces conditions, apparaissent comme mésophiles et alumino-indifférentes.

A l'opposé (Ensemble IV), les sols sont établis sur roche acide (RM3, RM4). Leur profil montre un pourcentage élevé de sables (ST3) et de cailloux de faible diamètre (PC3). Ils sont peu chargés en matière organique (Cor1), à faible capacité d'échange cationique (T1) et ont un taux moyen d'aluminium échangeable (Ale2). Ce sont des rankers ou des podzols, en situation de pente (PE3), rajeunis par l'érosion. On retrouve là des espèces alumino-sensibles à alumino-tolérantes, mésoxérophiles : *Omalotheca sylvatica*, *Digitalis purpurea*, *Rubus idaeus*, *Holcus mollis*, *Rumex acetosa* de même que *Cytisus purgans* et *Teucrium scorodonia*.

L'analyse du plan factoriel 1/3 (Fig. 3 A et B) montre que sur la partie positive de l'axe 3 (Ensemble V) sont regroupées des modalités caractérisant des sols secs, drainants, riches en sables (ST3), peu limoneux (LT1). Ce sont des sols profonds (Sol3), alumineux (Al1), pauvres en argiles (AR1) et en azote (NT1). Ils semblent propres à des zones de moyenne altitude (Alt2), toujours estivées ou d'abandon récent, où le recouvrement ligneux bas est encore peu important (RLb2). On trouve là des espèces sensibles à la fermeture ligneuse, *Anemone nemorosa*, *Omalotheca sylvatica*, *Campanula recta*, *Hieracium pilosella*, *Thesium alpinum*, *Arnica montana*, *Veronica officinalis*, *Chamaespartium sagitalle* et, à un moindre titre, *Centaurea nigra* et *Thymus pulegioides*.

Sur la partie négative (Ensemble VI) les sols sont moins drainés, parfois saturés, limoneux (LT3) établis sur roches intermédiaires (RM3). Ils sont caractérisés par un taux d'aluminium échangeable faible (Ale1) et des taux moyens d'argile (AR2) et d'azote (NT2). Des landes très fermées (RLb4) peuvent s'établir sur ces sols et les espèces apparaissant indicatrices d'une dynamique de fermeture sont à la fois de basse altitude (Alt1), *Veronica chamaedrys*, *Galeopsis tetrahit*, *Avenula pubescens*, *Brachypodium pinnatum*, *Rumex acetosa*, *Campanula rotundifolia* et alticoles (Alt3), *Potentilla erecta*, *Meum athamanticum*, *Gentiana lutea*, *Vaccinium uliginosum*, *Festuca nigrescens*, *Rubus idaeus*, *Solidago virga-aurea*, *Potentilla aurea*, *Calamagrostis arundinacea*, *Sorbus aucuparia*.

L'axe 3 met en évidence l'appauvrissement des sols en relation avec la pression agricole. On notera en particu-

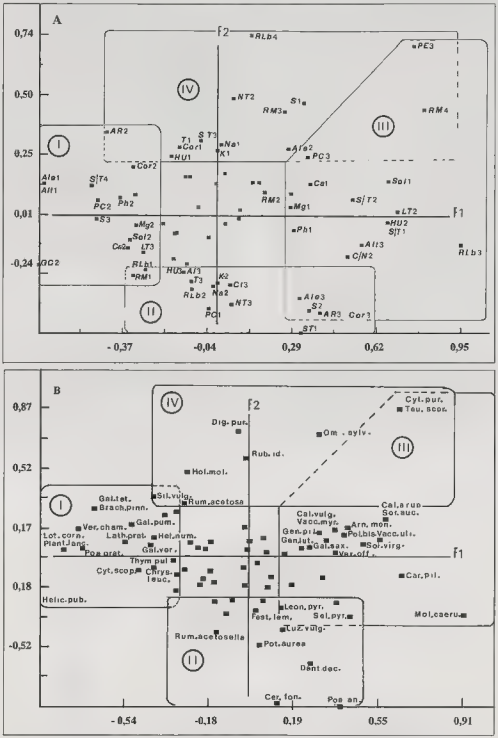


FIG. 2.– Plan factoriel 1-2 de l'AFC (analyse écologique). Représentation des variables (A) et des espèces (B). Seules figurent celles qui ont contribué fortement (contribution > moyenne) à l'élaboration des axes. Axe 1 (inertie : 30,68 ; valeur propre : 0.0976157). Axe 2 (inertie 17,65 ; valeur propre . 0.0560903).

F1-F2 plan of CA (ecological analysis). Ordination of variables (A) and species (B). Variables and species which have elaboreted the axis are only mentionned. Axis 1 (inertia : 30,68 ; latent root : 0 0976157). Axis 2 (inertia : 17,65 ; latent root : 0 0560903).

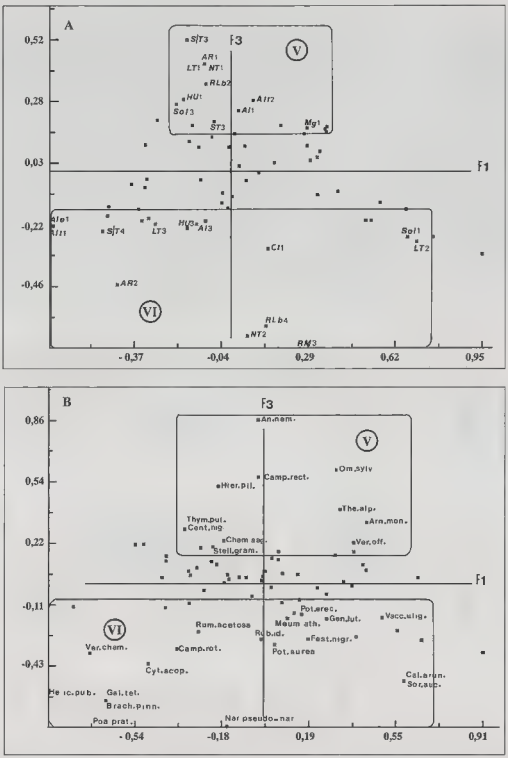


FIG. 3 – Plan factoriel 1-3 de l'AFC (analyse écologique) Représentation des variables (A) et des espèces (B) Seules figurent celles qui ont contribué fortement (contribution > moyenne) à l'élaboration des axes Axe 3 (inertie 15,03 , valeur propre 0.251736).
F1-F3 plan of CA (ecological analysis). Ordination of variables (A) and species (B). Variables and species which have elaboreted the axis are only mentionned. Axis 3 (inertia 15,03 ; latent root : 0.251736).

lier l'effet « jachère » des landes dans lesquelles les taux d'azote et de saturation sont plus élevés.

Une hiérarchisation des variables par leurs contributions aux six premiers axes (COQUILLARD & GUEUGNOT, 1991) met en évidence (FIG. 4) le rôle majeur joué par la nature de la roche-mère (RM) déterminant directement le type de sol. Le recouvrement par les ligneux bas (RLb) est très fortement corrélé à cette variable ainsi qu'aux caractères du sol que sont la profondeur (Sol) et le pourcentage de cailloux de faible diamètre (PC). La toxicité aluminique (Ale) apparaît comme une variable déterminante de même que le taux de saturation (S/T), la somme des bases échangeables (S) et la fraction organique (NT, Cor). Le climat s'exprime par l'altitude au détriment de l'exposition reléguée à un rang inférieur.

L'extension des analyses au quatrième axe (non publié) permet d'établir des groupes d'espèces indicatrices de conditions écologiques en regard de la zone étudiée (FIG. 5).

LES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX EN PLACE ET LE CONTEXTE PHYSICO-CHIMIQUE

Une analyse floristique conduite au moyen de l'AFC et de la CAH a permis la mise en évidence de 11 groupements (COQUILLARD *et al.*, 1993 ; COQUILLARD, 1993) reprenant et réactualisant les travaux de CUSSET & DE LA CHAPELLE (1961, 1962). Les espèces indicatrices étudiées ci-dessus nous permettent de les caractériser écologiquement.

Formations ligneuses basses

Cinq groupements ont été individualisés, différemment répartis selon l'altitude.

– De 1000 à 1200 m, des fourrés parfois très étendus, où domine *Cytisus scoparius* (*Veronico chamaedrys-Cytisetum scoparii*), colonisent des zones anciennement cultivées, aux sols de type andique relativement profonds, établis sur basaltes ou trachyandésites, riches en nutriments et à faible taux d'aluminium échangeable. Les genêts peuvent recouvrir 75 % voire plus de la surface, diminuant le recouvrement des herbacées parmi lesquelles on trouve *Galium mollugo subsp. elatum*, *Cruciata laevipes*, *Plantago lanceolata*, *Dactylis glomerata subsp. glomerata*, *Brachypodium pinnatum subsp. pinnatum*, *Veronica chamaedrys* ; au dessous de 1100 m transgressent des espèces plus héliothermophiles telles que *Cynosurus cristatus*, *Trisetum flavescens*. Ces groupements se rattachent aux *Querco-Fagetea* (sous ordre des *Rubo-Prunetalia spinosae*, alliance du *Cytision scoparii* (RAMEAU *et al.*, 1989)

– Aux altitudes supérieures, 1200 à 1450 m, des fourrés à *Cytisus purgans* d'une part, et des landes à Ericacées (Callune et Airelles) d'autre part occupent de vastes surfaces.

Les formations à *Cytisus purgans* (*Teucrio scorodoniae-Cytisetum purgantis*) s'établissent sur les pentes fortes et ensoleillées où les sols, de type ranker développés sur laves massives acides, sont peu profonds et enrochés. Elles sont caractérisées au mieux par *Orobanche rapum genistae subsp. rapum genistae*, *Teucrium scorodonia*, *Omalotheca sylvatica*.

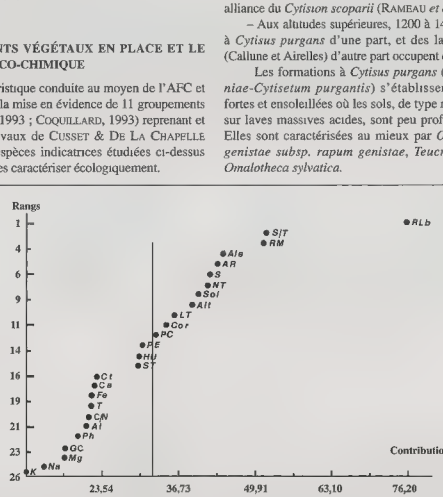


FIG. 4.– Hiérarchisation des variables de l'environnement par leurs contributions aux 6 premiers axes de l'AFC de l'analyse écologique.
Ordination of environmental variables by contributions to 6 axis of ecological CA.

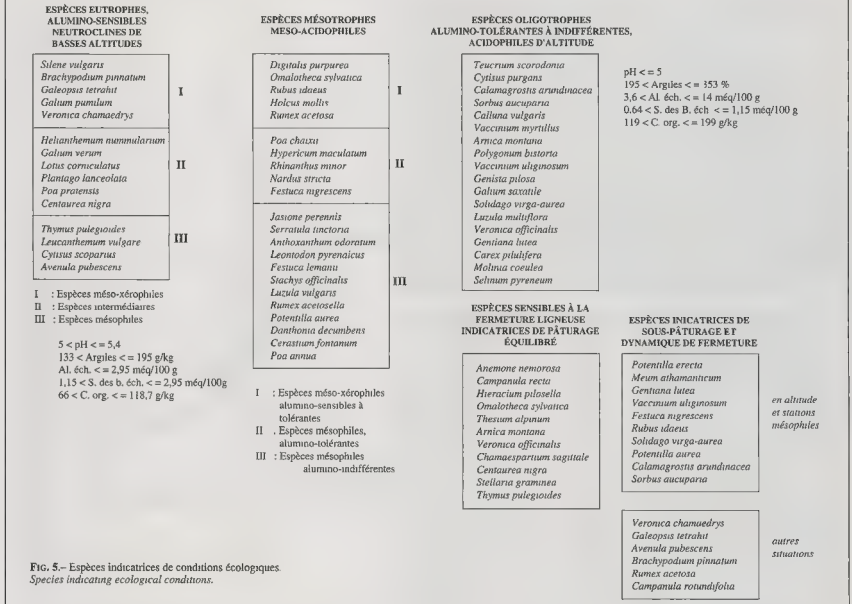


FIG. 5.– Espèces indicatrices de conditions écologiques.
Species indicating ecological conditions.

Les Ericacées élaborent des landes en pente moyenne, sur des sols peu profonds mais non enrochés, établis sur roches acides (ponces trachytiques, trachyandésites) et montrant fréquemment des indices de podzolisation. Ces sols, méso à oligotrophes, présentent une acidité moyenne, un taux de saturation faible et un taux d'aluminium élevé.

Ces landes à Ericacées, rattachées au *Nardo-callunetea*, sont caractérisées par un lot important de différentielles parmi lesquelles *Potentilla aurea*, *Anemone nemorosa*, *Serratula tinctoria subsp. macrocephala*, *Leontodon pyrenaicus*, *Festuca lemanii*, *Vaccinium uliginosum*, *Dianthus sylvaticus*, *Genista pilosa*, *Campanula recta*, *Thesium alpinum*, *Pulsatilla alpina*, *Luzula multiflora*, *Festuca rubra subsp. rubra*, *Arnica montana subsp. montana*. On reconnaît deux groupements :

* un groupement type (*Cariçi pilulliferae-Callunetum vulgaris*) caractérisé par des espèces méso- à oligotrophes, méso-acidiphiles à acidiphiles, dont *Molinia caerulea subsp. caerulea*, *Danthonia decumbens*, *Gentiana pneumonanthe*, *Senecio adonidifolius*, *Selinum pyreneum*, *Carex pilulifera*, *Nardus stricta*.

* un groupement mésotrophe (*Euphorbio hybernae-Vaccinietum myrtilli*), peu à pas pâturé qui se trouve au contact des formations boisées jusqu'à 1500 m. Dans les conditions les plus mésophiles, *Vaccinium uliginosum* domine accompagnée d'espèces de lisières : *Astrantia major subsp. major*, *Doronicum austriacum*, *Melampyrum pratense*, *Luzula sylvatica subsp. sylvatica*, *Geranium sylvaticum subsp. sylvaticum*, *Cicerbita plumieri*, *Euphorbia hyberna subsp. hyberna* et d'espèces mésohygrophiles, *Rumex arifolius*, *Phyteuma spicatum s.l.*, *Adenostyles alliariae*, *Luzula devauxii*. A l'approche plus immédiate des lisières *Vaccinium myrtillus* devient prépondérante

Un lot d'espèces communes à la majorité des landes et fourrés indique une dynamique forestière : *Corylus avellana*, *Fagus sylvatica*, *Salix caprea*, *Betula pendula* et *B. pubescens*, *Sorbus aria* et *S. aucuparia*, et *Rubus idaeus* qui semble le témoin précoce de cette dynamique, quelle que soit l'altitude.

Cependant, l'absence de ces espèces dans une partie des landes à Ericacées témoigne d'un blocage spatio-temporel décrit ailleurs dans le Massif Central (BAUDIERE, 1972, 1973 ; DOCHE, 1986 ; COQUILLARD *et al.*, 1988b). Ce phénomène de blocage semble avoir deux origines, d'une part l'éloignement des semenciers, le dynamisme s'instaurant lentement au fur et à mesure de l'avancée des lisières, d'autre part les phénomènes d'écotoxicité propres à la Callune (BARCLAY-ESTRUP & GIMINGHAM, 1969 ; ROBINSON, 1972 ; SALAS & VIEITEZ, 1975 ; GIMINGHAM, 1978 ; MILES, 1981 ; COQUILLARD *et al.*, 1988b ; COQUILLARD & GUEUGNOT, 1991) qui font que les landes dominées par cette espèce sont les plus intensement marquées par ce blocage.

Formations herbacées

L'analyse des 112 relevés a mis en évidence 6 groupements : 3 répartis de 1000 à 1270 m et 3 qui s'étendent de 1270 à 1450 m.

– Les groupements de basse altitude (*Plantago lanceolatae-Cynosuretum cristati*), forment, de 1000 à 1270 m, des pelouses d'accès aisé qui supportent un pâturage équilibré. Elles se développent sur roches basiques, en pentes faibles ; les sols y sont profonds, riches en bases échangeables et à faible toxicité aluminique.

Un ensemble d'espèces communes à ces 3 groupements, rattachables au *Cynosurion*, caractérise le groupement type parmi lesquelles *Ranunculus acris subsp. acris*, *Poa pratensis*, *Alchemilla flabellata*, *Phleum pratense s.l.*, *Cynosurus cristatus*, *Plantago lanceolata*, *Dactylis glomerata subsp. glomerata*.

Au dessous de 1100 m (*Plantago-Cynosuretum malvetosum*), le tapis souvent dominé par *Trisetum flavescens*, s'enrichit en espèces des prairies de fauche, en particulier *Malva moschata*, *Hippochoeris radicata*, *Holcus lanatus*, *Leontodon hispidus subsp. hispidus*.

Au dessus de 1200 m (variante alticole du *Plantago-Cynosuretum*), ces espèces sont remplacées entre autres par *Potentilla tabernaemontani*, *Coeloglossum viride*, *Alchemilla hybrida*, *Trifolium alpinum*, *Thymus praecox subsp. polytrichus*. Le groupement est dominé par *Agrostis capillaris*, *Thymus pulegioides*, *Festuca nigrescens* et *Nardus stricta* absent des groupements précédents, cette espèce prend un grand développement sous l'effet d'une forte pression de pâture.

– Les pelouses plus alticoles (*Polygalo vulgari-Nardetum strictae cf.* ci-dessus), se développent de 1270 à 1450 m sur des sols oligotrophes, acides et riches en aluminium échangeable, élaborés sur tout type de roches, les conditions stationnelles venant nuancer le caractère physico-chimique des matériaux. *Danthonia decumbens*, *Succisa pratensis*, *Polygala vulgaris*, *Carex pilulifera*, *Genista tinctoria*, *Luzula multiflora*, presqu'exclusives de ces trois groupements rattachables au *Violion caninae* constituent la combinaison caractéristique de ces formations.

De 1270 à 1350 m, la couverture herbacée est dominée par *Nardus stricta*, associé à *Festuca nigrescens*, *F rubra subsp. rubra* et à de nombreuses espèces du *Violion* telles que *Chamaespartium sagittale*, *Hieracium pilosella*, *Cerastium fontanum subsp. triviale*, *Rhinanthus minor*, *Gentiana lutea*, *Jasione laevis*. Les édificatrices de landes, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Genista pilosa*, absentes du *Cynosurion*, font ici leur apparition. La pression de pâture induit deux groupements.

Un groupement type, surpâturé, très étendu à une altitude moyenne de 1350 m, semble former le type moyen des nardaies du *Violion*. Il se singularise par un fort appauvrissement du tapis herbacé avec disparition entre autres de *Centaurea nigra*, *Chamaespartium sagitalle* et *Conopodium majus*.

Un pâturage plus équilibré induit une variante où apparaissent comme différentielles *Euphorbia hyberna subsp. hyberna, Carex ovalis* et *Omalotheca sylvatica*.

Au dessus de 1350 m, un groupement (*Polygalo vulgari-Pulsatilletum alpinae*), supportant également un pâturage équilibré, totalement dominé par *Nardus stricta* secondé par *Festuca lemanii* est caractérisé par la disparition d'un grand nombre d'espèces du *Violion* et l'apparition d'espèces alticoles qui lui sont étroitement liées *Euphrasia minima, Pulsatilla alpina subsp. alpina, Gentiana pneumonanthe, Thesium alpinum* et d'espèces de lisières telles que *Solidago virga-aurea, Arnica montana subsp. montana, Serratula tinctoria subsp. macrocephala, Vaccinium myrtillus*.

IMPACT DES PRATIQUES AGRICOLES

Une typologie des exploitations du Massif du Sancy (JOUGLA, 1991 ; COQUILLARD, 1993) a été établie grâce à une AFC (non publiée) portant sur 41 individus pour lesquels 20 variables décrivant les systèmes d'exploitation ont été retenues ; 4 grandes classes d'utilisateurs des landes et herbages ont pu être dégagées :

- Classe 1.– utilisateurs non-agriculteurs, pour lesquels l'estivage n'est pas motivé par des considérations strictement agro-économiques et/ou pour lesquels l'abandon de l'estive semble un projet à court terme, avec par voie de conséquence une gestion de type extensif
- Classe 2.– système pastoral collectif regroupant des troupeaux allaitants, en provenance d'exploitations éloignées et pâturant de vastes parcelles d'altitude, correctement équipées mais souvent fortement chargées.
- Classe 3.– système spécialisé dans la production laitière sur des parcelles à bon potentiel, bien entretenues et proches de l'exploitation ou sur des territoires à faible potentiel, plus éloignés, mais faisant l'objet d'une remise en intensive.
- Classe 4.– système traditionnel extensif, en voie de disparition, avec vaches laitières et allaitantes, sur des parcelles petites et mal gérées.

Les objectifs et les stratégies de ces quatre classes d'exploitants impliquent la mise en œuvre de techniques diverses dont l'impact sur le déterminisme des landes et des pâtures restait à mettre en évidence. Notre étude consiste en l'analyse des résultats d'une AFC portant sur un tableau de contingence variables agronomiques (17 disjonctées en 59 modalités) x variables phytoécologiques (7 disjonctées en 32 modalités). Les tableaux IV et V en exposent les bornes ou descriptions. L'analyse a dégagé les résultats suivants.

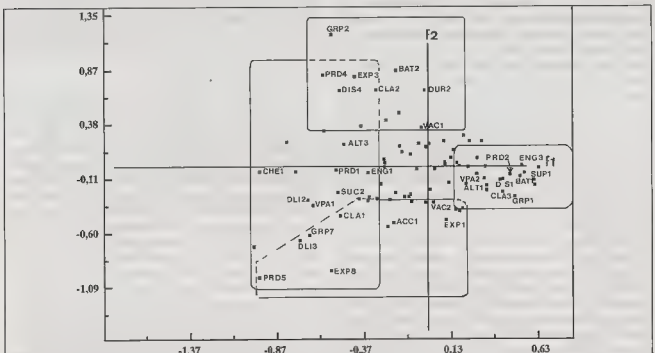


FIG. 6.– Plan factoriel 1-2 de l'AFC (analyse de l'impact des pratiques agricoles) Ne sont représentées que les variables dont la contribution est supérieures à la moyenne des contributions. Axe 1 (inertie : 26,68 ; valeur propre : 0.1002151), Axe 2 (inertie : 20,07 ; valeur propre : 0.0754047)

F1-F2 plan of CA (agronomical analysis) Variables are ordinated when their contribution is upper of average Axis 1 (inertia : 26,68 ; latent root : 0.1002151), Axis 2 (inertia : 20,07 ; latent root : 0.0754047).

L'axe 1 (FIG. 6) met nettement en évidence (partie négative) des landes pauvres (GRP7, SUC2) d'altitude (ALT3), landes à Ericacées (*Cariçi-Callunetum*) fermées (DLI2, DLI3), non traitées (ENG1), à valeur pastorale faible à nulle (VPA1), parcourues par des animaux de toutes sortes (PRD1, PRD4, PRD5) dont des chevaux (CHE1). Ces landes sont exploitées au moindre coût et de façon extensive par des non-agriculteurs (CLA1). S'opposent sur la partie positive, des parcelles petites (SUP1), aux potentialités moyennes (VPA2) mais bien entretenues par une mise en valeur intensive (ENG3, BAT1), peu éloignées des exploitations (DIS1) ; ce sont le plus souvent des pelouses du *Cynosurion* (*Plantago-Cynosuretum*, GRP1, ALT1) utilisées par de jeunes exploitants (CLA3) pour un élevage laitier exigeant (PRD2). L'axe 1 est donc un axe d'intensification et d'altitude

Sur l'axe 2, le système des coopératives (CLA2) utilise des estives bien exposées (EXP3), bien équipées (BAT2) malgré l'éloignement des exploitations (DIS4), pour la production de viande (PRD4, VAC1). Ce sont des pelouses du *Violion* qui en dépit de la durée réduite de l'estivage (DUR2) présentent fréquemment des indices de surpâturage (GRP2, *Polygalo-Nardetum*). A l'opposé, on retrouve le type d'exploitation extensive (PRD5, VAC2) menée par des non-agriculteurs (CLA1) sur des estives pauvres et mal exposées (EXP1), mal desservies (ACC1), couvertes de landes à Ericacées (GRP7) déja bien envahies (DLI3). Cet axe révèle donc des nuances dans le mode de gestion extensif.

Le côté positif de l'axe 3 (FIG. 7) caractérise des estives à bon potentiel, représentées par les pelouses du *Cynosurion* (GRP1, ALT1) mais faiblement chargées par des troupeaux mixtes (PRD3, VAC1), sans fauche des refus (REF1), non équipées (BAT4) où l'herbe est prélevée sans souci de gestion par des agriculteurs traditionnels (CLA4). Il s'oppose à d'anciennes landes, souvent à *Cytisus purgans* (*Teucrio-Cytisetum*) (GRP6) où des parcelles de taille moyenne (SUP2), à potentialités faibles (VPA2, ALT2, EXP4, EXP5), mal desservies (ACC1) sont défrichées (DFR4) et remises en valeur (REF2, BAT1) par des exploitants laitiers intensifs (CLA3, PRD2) qui rationalisent la conduite du troupeau et obtiennent ainsi un chargement fort malgré des handicaps naturels. L'axe 3 exprime le degré d'effort consenti par l'agriculteur pour exploiter l'herbe.

L'axe 4 (non publié) sépare sur la partie positive des estives de grande superficie (SUP4), pelouses du *Cynosurion* (*Plantago-Cynosuretum*) (GRP5) à fortes potentialités (VPA4) mais mal équipées (BAT3) et peu entre-

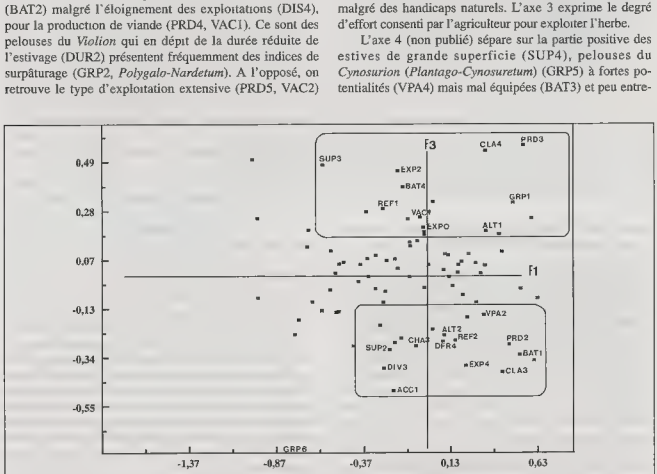


FIG. 7. Plan factoriel 1-3 de l'AFC (analyse de l'impact des pratiques agricoles). Ne sont représentées que les variables dont la contribution est supérieure à la moyenne des contributions Axe 3 (inertie : 11,25 ; valeur propre : 0 0422575).
F1-F3 plan of CA (agronomical analysis). Variables are ordinated when their contribution is upper of average. Axe 3 (inertia : 11,25 ; latent root . 0.0422575).

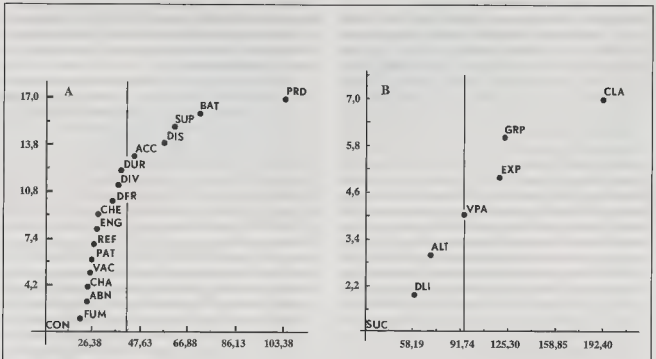


FIG. 8 – Hiérarchisation des variables de système d'exploitation (A) et environnementales (B) par leurs contributions aux 6 premiers axes de l'AFC.
Ordination of agronomical (A) and environmental (B) variables by contributions to 6 axis of CAX.

tenues (ENG2, DFR3), supportant une charge moyenne (CHA2) et assez éloignées (DIS2, DIS3), ce qui laisse présager le passage à la friche à *Cytisus scoparius*. Ceci est d'autant plus probable que ce comportement est associé au groupe des non-agriculteurs (CLA1) peu motivés par la gestion à moyen terme de leur bien. La partie négative caractérise la gestion traditionnelle (CLA4) ; ce système permet cependant, par le maintien d'une pression moyenne de longue durée (DUR5) sur des parcelles de superficie respectable (SUP3) à bon potentiel (VPA3), de contenir le développement des friches à Sarothame ou à Genêt purgatif (GRP6). Cet axe 4 révèle donc le devenir d'estives de grande superficie et bonne valeur pastorale ne supportant qu'une exploitation extensive.

La hiérarchisation des variables (FIG. 8 A et B) montre que c'est la classe de système d'exploitation qui, parmi les variables de l'environnement, a le plus pesé, suivie du groupement, de l'exposition et de la valeur pastorale. La succession semble n'avoir presque aucun rôle vis-à-vis des variables d'exploitation.

Quant aux variables d'exploitation, dans leurs relations avec les variables de l'environnement, nous constatons que c'est le type de production ainsi que les moyens techniques à disposition qui reflètent au mieux les corrélations : état des bâtiments, superficie, distance et qualité des accès, durée de l'estivage. Les dates d'abandon et les traitements (fumure, refus) n'ont qu'un rôle secondaire, semble-t-il, au regard des groupements.

Nous avons par ailleurs, effectué une deuxième analyse en excluant la variable classe de système d'exploitation (CLA) afin d'apprécier son effet de redondance vis à vis des systèmes d'exploitation dont elle est issue. Peu de différences entre les analyses sont décelables tant dans les graphes factoriels que dans les hiérarchisations qui restent identiques. Il nous a donc paru opportun de présenter les résultats incluant cette variable permettant de mieux faire apparaître les liens entre système d'exploitation et groupements exploités.

On voit donc que, parmi les quatre groupes de systèmes d'exploitation identifiés, seul le système traditionnel (classe 4) maintient une pression équilibrée et constante. Aussi, aucune évolution significative de la végétation n'est décelable sur leurs parcours. Toutefois, ce groupe étant menacé de disparition, l'avenir des territoires qu'il

contrôle dépendra du repreneur et de ses motivations.

Les modes de gestion des trois autres groupes (classes 1, 2, 3) induisent actuellement des modifications au sein des écosystèmes. Deux dynamiques opposées se côtoient, parfois sur un même territoire. Certains agriculteurs cherchant à améliorer la productivité de leurs parcelles, associent travaux, fertilisation et fauche ; ils tendent ainsi à homogénéiser la végétation qui évolue alors vers des faciès prairiaux (pelouses du *Cynosurion* ou du *Violion* selon l'altitude). D'autres exercent une pression inadaptée à des groupements dont les valeurs pastorales se dégradent. Si le chargement global est trop faible pour contenir la tendance spontanée à la reconquête ligneuse, la friche à genêts (*Veronico-Cytisetum, Teucrio-Cytisetum*) ou la lande à Ericacées (*Carici-Callunetum, Euphorbio-Vaccinietum*) se substitue aux pâturages. Si le chargement est au contraire trop élevé, le milieu s'épuise et une lande pauvre ou une pelouse domnée par *Nardus stricta* (*Polygalo-Nardetum*) s'installe. Enfin, le chargement peut être globalement correct mais inégalement réparti sur la parcelle qui présente alors des faciès surpâturés et d'autres sous pâturés, voire abandonnés.

A la différence des variables de l'environnement, les variables liées aux pratiques agricoles sont plus fluctuantes dans le temps (à court et moyen terme), car dépendantes des décisions de l'agriculteur. Les caractéristiques du milieu naturel interviennent dans son choix, mais l'enquête a bien montré qu'en fonction de contraintes spécifiques (capacités techniques et financières, perspectives d'avenir...), l'agriculteur valorise plus ou moins les potentialités des parcelles dont il a l'usage. Ainsi le système laitier, a priori exigeant, est parfois amené à utiliser, faute de mieux, des terres pauvres ou dégradées qu'il tente de valoriser avec beaucoup d'efforts tandis que des éleveurs extensifs laissent se dégrader des estives de bonne qualité par manque d'animaux.

CONCLUSION

Habituellement classés dans les « roches siliceuses » par les écologues, les matériaux volcaniques montrent une grande diversité dans leur expression édaphique. La part prise par la nature de la roche-mère dans la confrontation de la physico-chimie aux espèces met en évidence ce fait important. Par ailleurs, le poids pris par les variables pédologiques les plus importantes (Ale, AR, NT, S/T, LT), directement liées à la nature des matériaux corrobore bien le rôle prépondérant, en milieu ouvert, de la roche-mère En particulier, la toxicité aluminique doit être considérée comme un facteur primordial de la répartition des espèces et des groupements, contrainte également observée dans les landes bretonnes (CLÉMENT, 1987). Les conditions de l'altération, notamment les variations climatiques dues à l'altitude infléchissent les processus pédogénétiques et modifient localement les caractères de sols développés sur des matériaux équivalents.

Les pratiques agricoles montrent qu'elles sont susceptibles de prendre part au déterminisme des groupements en particulier par le biais de la charge pastorale comme l'ont souligné LOISEAU *et al.* (1990), du traitement des refus, de l'épandage d'engrais. Toutefois, ces pratiques agricoles semblent plus à même de modifier les groupements dans leur aspect physionomique (détermination de faciès) que dans leur composition floristique. Les modifications de celle-ci n'interviennent qu'à un très bas niveau de la syntaxonomie (détermination de variantes et sous-associations). Ce résultat est en parfait accord avec nos travaux antérieurs sur une région proche, la Chaîne des Puys (COQUILLARD *et al.*, 1988 a et b ; MICHALET *et al.*, 1988) ainsi qu'avec les observations de THÉBAUD (1988) sur le Forez.

L'action conjointe d'un ensemble d'utilisateurs aux motivations diversifiées et aux devenirs multiples devrait modifier les paysages du Massif du Sancy. C'est ce que suggère le présent travail, mais seule une étude de plus grande ampleur, mettant en relation étroite les facteurs de l'environnement, les pratiques agricoles et la flore, devrait permettre d'esquisser les grandes lignes de l'évolution à venir.

REMERCIEMENTS

Le travail de cartographie écologique du Massif de Sancy est financé par le Fonds Interministériel de la Montagne et par le Ministère de l'Environnement.

BIBLIOGRAPHIE

AUTRAN, A. & coll., 1979.– Massif central, étude géologique. *Rev. Sc Nat Auvergne*, 45 (1, 2, 3, 4).

BARCLAY-ESTRUP, P. & GIMINGHAM, C.H., 1969 – The description and interpretation of cyclical processes in a heath community I. Vegetational change in relation to *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, 57 : 737-758.

BAUDIERE, A., 1972.– Contribution à l'étude de la végétation des landes des Monts de l'Espinouze (Cévennes occidentales). *Bull. Soc. Bot Fr.*, 119 : 65-109

BAUDIERE, A. 1973.– Les callunaies des Monts de l'Espinouze (Cévennes occidentales) et leurs relations avec les groupements sylvatiques. IIème Coll. Inter. Phyto *La végétation des landes occidentales*. Lille : 97-126

CLEMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales bretonnes* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p

COQUILLARD, P., 1993.– *Dynamisme des systèmes agro-pastoraux de l'étage montagnard des massifs du Sancy et des Puys : variation biologique et fonctionnelle , exemple d'application au modèle à Calluna vulgaris.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III : 266p.

COQUILLARD, P. & GUEUGNOT, J., 1991.– Regressive dynamic and denudation processes of vegetation on volcanoes in the

« Chaîne des Puys » (French Massif Central) : assay of interpretation. *Vegetatio*, 93 . 131-141

COQUILLARD, P., GUEUGNOT, J. & MICHALET, R., 1988a.– Landes et herbages des édifices volcaniques de la chaîne des Puys (Massif Central français) II. Ecologie et pastoralisme. XVI[ème] Coll. Intern. Phyto., *Phytosociologie et pastoralisme*, Lille : 665-680.

COQUILLARD, P., GUEUGNOT, J. & MICHALET, R., 1988b.– Un paysage en danger : la chaîne volcanique des Puys (Massif Central français). Syntaxonomie et déterminisme des zones dénudées. XVII[ème] Coll. Intern. Phyto. *Phytosociologie et paysages*, Versailles : 365-387.

COQUILLARD, P., GUEUGNOT, J., JULVE, P., MICHALET, R. & MICHELIN, Y., 1993 – *Carte écologique du Massif du Sancy (Massif central français)* En préparation.

CUSSET, G., & DE LACHAPELLE, B., 1961.– Etudes botaniques dans les Monts Dore, 1[ère] partie. *Rev. Sc. Nat. d'Auvergne*, 27 (1, 2, 3, 4) : 17-82.

CUSSET, G. & DE LACHAPELLE, B. 1962.– Etudes botaniques dans les Monts Dore, 2[ème] partie. *Rev. Sc. Nat. d'Auvergne*, 28 : 13-81

DELPECH, R., 1976.– Recherches sur la végétation des alpages (inventaire et typologie, utilisation, potentialités, valeur bio-indicative, dynamique et expérimentation). *Trav. Scient. du Parc de la Vanoise*, VII : 69-90.

DOCHE, B., 1986.– *Déterminisme et expression cartographique des successions végétales : exemple de l'Aubrac montagnard (Massif central français)* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université Scientifique, Technologique et Médicale de Grenoble : 251 p.

DUCHAUFOUR, P., 1984.– *Abrégé de Pédologie*. Masson : 220 p.

FRAIN, M., LOISEAU, P, MERLE, G., 1986.– Dix années d'observations sur le reverdissement d'une piste de ski dans le Massif Central I. *Rasen. Turf. Gazon*, 1 : 15-23.

GIMINGHAM, C., 1978.– *Calluna* and its associated species : some aspects of co-existence in communities. *Vegetatio*, 36 (3) : 179-186

HETIER, J-M , 1975.– *Formation et évolution des andosols en climat tempéré*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Nancy : 194 p

JOUGLA, P., 1991.– *Estives dans les Monts Dore : étude de l'activité agricole* Rapport Ecole Supérieure d'Agriculture d'Angers et Parc Naturel Régional des Volcans d'Auvergne : 50 p.

LOISEAU, P., MONTARD de, F. & RICOU, G., 1990 – Grasslands in uplands areas : the Massif central (France). *In* Breymeyer A.(ed), *Managed grasslands*, Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam : 71-97.

MICHALET, R., 1991.– *Une approche synthétique biopédoclimatique des montagnes méditerranéennes : exemple du Maroc septentrional*. Thèse de Doctorat de l'Université Joseph Fourier, Grenoble I : 273 p.

MICHALET, R., COQUILLARD, P & GUEUGNOT, J., 1988.– Landes et herbages des édifices volcaniques de la chaîne des Puys (Massif Central français). I Synsystématique. XVI[ème] Coll. Inter Phyto., *Phytosociologie et pastoralisme*, Pans : 645-663.

MILES, J., 1981 – Problems in heathlands and grasslands dynamics. *Vegetatio*, 46, : 61-74.

MONTARD de, F. & GACHON, L., 1978 a.– Contribution à l'étude de l'écologie et de la productivité des pâturages d'altitude des Monts Dore. I. Application de l'Analyse factorielle des correspondances à l'analyse de la végétation *Ann. agron.*, 29 (3) : 277-230.

MONTARD de, F. & GACHON, L., 1978 b.– Contribution à l'étude de l'écologie et de la productivité des pâturages d'altitude des Monts Dore. II. Répartition et extension géographique des faciès de végétation pastoraux. *Ann. agron* , 29 (4) : 405-417.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson : 330 p.

PETERLONGO, J-M., 1978 – *Massif Central (Limousin, Auvergne, Velay)*. Guides géologiques régionaux, Masson,2[e] édition, Pans : 123 p

RAMEAU, J C., MANSION, D. & DUME, G., 1989.– *Flore forestière française, guide écologique illustré. 1 Plaines et collines*. Institut pour le développement forestier : 1785p.

ROBINSON, R.K., 1972.– The production by roots of *Calluna vulgaris* of a factor inhibitory to growth of some mycorrhizal fungi *J. Ecol.*, 60(1) : 219-224.

SALAS, M.C. & VIEITEZ, E., 1975. Inhibidores de germinacion en Fricaceas. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, 32 (2) : 619-631.

THEBAUD, G., 1988.– *Le Haut-Forez et ses milieux naturels. Apport de l'analyse phytosociologique pour la connaissance écologique et géographique d'une moyenne montagne cristalline subatlantique*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université Blaise Pascal, Clermont Ferrand : 330 p

TIJMS, W. 1976.– *Le Saint-Nectaire, l'histoire d'un fromage d'appellation d'origine dans son cadre géographique et économique*. Thèse de Doctorat ès Lettres, Université de Groningen : 156 p.

Bull. Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 167-178

LA VÉGÉTATION DES SOLS RÉCENTS DANS LE SUD-OUEST MALGACHE : EXEMPLE DE TULÉAR

III.– La série halophile ou série des sansouires*

Marc Thomasson et Geneviève Théodore

Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Botanique Tropicale - 12, rue Cuvier - 75005 Paris.

SUMMARY
(original scientific paper)

The vegetation of the recent soils in the South-West of Madagascar : example of Tulear III The halophilous succession

Halophilous vegetation can take the place of the mangrove when sandy supplies block tide influences and modify soils texture. This vegetation is first open, then evolves into grasslands as the sand layer increases and the salinity decreases. The final stage of this evolution is a xerophilous thicket. The study of linear transects allows to specify floristical and structural evolution of this vegetation.

KEY WORDS : Madagascar - Sols récents - Végétation halophile - Dynamique de la végétation

RÉSUMÉ
(travail original)

Des peuplements d'halophytes peuvent succéder à la mangrove lorsque des apports sableux éoliens en surélèvent le sol et en modifient la texture. Ces peuplements, d'abord très ouverts, se ferment à mesure qu'augmente la couverture sableuse. Ils évoluent progressivement, avec la diminution de la salinité, vers des prairies psammophiles d'où disparaissent les espèces halophiles. L'embuissonnement de ces prairies pourra ultérieurement conduire à des fourrés xérophiles. L'étude de transects linéaires permet de préciser l'évolution floristique et structurale de cette végétation..

MOTS CLÉS : Madagascar - Recent soils - Halophilous vegetation - Dynamism of vegetation.

INTRODUCTION

Dans la première partie de cette étude (Thomasson & Thomasson, 1992), nous avons décrit les conditions générales du milieu dans la plaine de Tuléar et les méthodes utilisées ; nous n'y reviendrons donc que très rapidement.

Située dans le sud-ouest de Madagascar (Fig. 1), la ville de Tuléar est soumise à un climat de type sub-aride (Morat, 1969) et reçoit en moyenne 350 mm de pluies par an, avec d'importantes variations d'une année sur l'autre. La température moyenne est de 24 °C avec une amplitude annuelle voisine de 7 °C (un climogramme est fourni Fig. 2).

Parmi les sols récents de la plaine de Tuléar, les sols salés occupent une place non négligeable, principalement dans les dépressions du delta du Fiherenana (Fig. 1, voir également Sourdat, 1970). Ils succèdent à d'anciens sols vaseux de mangrove qui ont été progressivement isolés de la mer par le développement de cordons dunaires littoraux. Leur salure est plus ou moins accentuée ainsi que leur degré d'hydromorphie. Un ensablement éolien superficiel et périodique y détermine une structure microstratifiée où alternent couches de vases fines, évaporites et couches de sable (Derijard, 1963). La nappe phréatique saumâtre est à faible profondeur. Dans les zones de contact avec les dunes, la translation de ces dernières aboutit à un ensablement important responsable de la surélévation du niveau du substrat. L'influence marine s'y fait bien sentir, particulièrement aux grandes marées d'équinoxe où les dépressions sont longuement inondées par l'action conjuguée de la mer et de la remontée de la nappe phréatique.

* Manuscrit reçu le 28 mars 1993 , version révisée acceptée pour publication le 28 septembre 1993

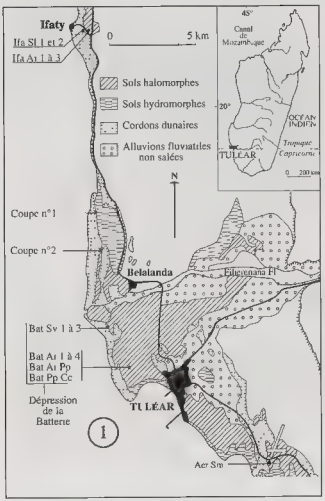


FIG. 1 – Carte de localisation des zones étudiées. *Map of studied zones*

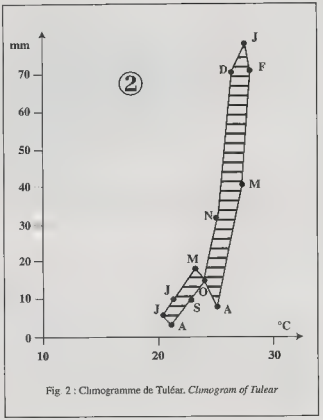


Fig 2 : Climogramme de Tuléar. *Climogram of Tulear*

Notre travail a pour but de préciser l'évolution de la végétation de ces sols salés avec les modifications pédologiques. Dans notre périmètre d'étude, ces sols se rencontrent dans l'estuaire du Fiherenana au niveau des dépressions salines de la Batterie et de l'aéroport, ainsi que plus au Nord dans celle d'Ifaty (FIG. 1).

La base de nos conclusions est une analyse différentielle portant sur les contenus spécifiques de relevés de 100 m² de superficie (sur les 159 relevés que nous avons effectués dans la végétation des sols récents, 57 d'entre eux correspondent à la série halophile), associée à une analyse des cooccurrences spécifiques[1]. Quelques transects linéaires illustrent nos observations, accompagnés de notes pédologiques sommaires (les textures ont été appréciées au toucher, sur échantillons de sol humidifiés).

OBSERVATIONS

GÉNÉRALITÉS

Dans la zone d'étude, le groupe écologique caractéristique des sansouires (terme adopté par BIGOT, 1971, pour désigner la végétation des sols salés) est composé de :

Arthrocnemum indicum
Salsola littoralis
Cressa cretica
Sporobolus virginicus
S. halophilus
S. coromandelianus

et, beaucoup plus localisé dans notre région et ne se mélangeant généralement pas aux espèces précédentes[2] :

Sesuvium portulacastrum

[1] Le coefficient de cooccurrence Q des 64 espèces se rencontrant au moins trois fois dans nos 159 relevés prises 2 à 2 est défini comme la quantité $Q = 200\ c / (a + b)$, avec a = nombre de présences de l'espèce A dans l'ensemble des relevés ; b = nombre de présences de l'espèce B dans l'ensemble des relevés ; c = nombre de cooccurrences des espèces A et B. L'analyse de la matrice des coefficients de cooccurrence Q a permis de classer les espèces en fonction de leurs affinités et de définir des groupes d'espèces qui, croissant préférentiellement ensemble, ont valeur de groupes écologiques.

[2] La disjonction spatiale des peuplements à *Arthrocnemum glaucum* et à *Sesuvium portulacastrum* a été signalée en Mauritanie par ADAM (1965).

La fréquente position charnière des sansouires entre mangrove et dunes vives est illustrée par deux coupes schématiques effectuées au Nord-Ouest de Belalanda.

• ***Coupe n° 1 (longueur 25 m, FIG. 3).*** – Six ceintures de végétation s'individualisent le long de la coupe.

Ceinture 1 : encore régulièrement immergée par la mer ; peuplement pur de petits (2 à 4 m) *Avicennia marina*.

Ceinture 2 : les apports sableux surélèvent le niveau du sol et l'immersion par la mer devient irrégulière ; petits *Avicennia* (souvent moins de 1 m de hauteur) accompagnés de *Sesuvium portulacastrum*.

Ceinture 3 : elle n'est plus baignée que par les très grandes marées ; les *Avicennia* ont disparu et le tapis végétal est constitué d'un mélange, en proportions variables, de *Sesuvium portulacastrum* et de *Sporobolus virginicus*, l'une ou l'autre de ces espèces pouvant, par places, former des peuplements purs.

Ceinture 4 : située juste au-dessus de la limite atteinte par les grandes marées de vive eau ; peuplement monospécifique de *Sporobolus virginicus* formant un tapis continu.

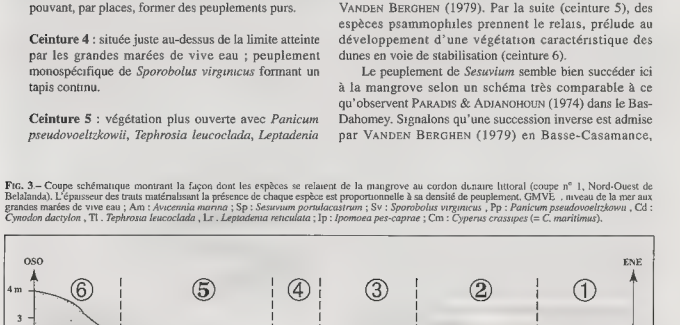
Ceinture 5 : végétation plus ouverte avec *Panicum pseudovoeltzkowii*, *Tephrosia leucoclada*, *Leptadenia reticulata*, *Cynodon dactylon*, *Sporobolus virginicus* ; par places, *Cyperus crassipes* et *Ipomoea pes-caprae*, ces deux espèces étant plus fréquentes à l'approche de la ceinture 6.

Ceinture 6 : correspond au versant sous le vent d'une dune en voie de stabilisation où domine *Leptadenia reticulata*, accompagné de *Cyperus crassipes*, *Ipomoea pes-caprae* et *Tephrosia leucoclada*.

Dans cet exemple, l'espèce pionnière de la sansouire est *Sesuvium portulacastrum* qui tolère une immersion plus ou moins régulière. Dès que les apports sableux surélèvent suffisamment le niveau du sol, *Sporobolus virginicus* s'implante. Rappelons que la germination de cette espèce est inhibée par de fortes concentrations de sel et qu'un excès d'eau gêne le développement des jeunes plants (BREEN *et al.*, 1977). Les apports sableux se poursuivant, *Sesuvium* disparaît ; cette disparition (avec persistance de *Sporobolus virginicus*) à la suite d'un colmatage sableux a été décrite en Basse-Casamance par VANDEN BERGHEN (1979). Par la suite (ceinture 5), des espèces psammophiles prennent le relais, prélude au développement d'une végétation caractéristique des dunes en voie de stabilisation (ceinture 6).

Le peuplement de *Sesuvium* semble bien succéder ici à la mangrove selon un schéma très comparable à ce qu'observent PARADIS & ADJANOHOUN (1974) dans le Bas-Dahomey. Signalons qu'une succession inverse est admise par VANDEN BERGHEN (1979) en Basse-Casamance,

FIG. 3 – Coupe schématique montrant la façon dont les espèces se relaient de la mangrove au cordon dunaire littoral (coupe n° 1, Nord-Ouest de Belalanda). L'épaisseur des traits matérialisant la présence de chaque espèce est proportionnelle à sa densité de peuplement. GMVE : niveau de la mer aux grandes marées de vive eau ; Am : *Avicennia marina* ; Sp : *Sesuvium portulacastrum* ; Sv : *Sporobolus virginicus* , Pp : *Panicum pseudovoeltzkowii* , Cd : *Cynodon dactylon* , Tl . *Tephrosia leucoclada* , Lr . *Lepiadenia reticulata* ; Ip : *Ipomoea pes-caprae* ; Cm : *Cyperus crassipes* (= *C. maritimus*).



Schematic transect showing the succession of species from mangrove to coastal sand dunes (transect n° 1, NW Belalanda). The thickness of the lines pointing out the presence of a given species is proportional to its density. GMVE : sea level at highest tides

conclusion fondée sur la présence de semis d'*Avicennia* et de *Rhizophora* dans le peuplement à *Sesuvium*, mais aucune précision n'est apportée quant aux possibilités de survie de ces semis.

• ***Coupe n° 2 (longueur 20 m, Fig. 4)***.– Six ceintures se succèdent le long de la coupe.

Ceinture 1 : *Avicennia marina* de petite taille (1 à 2 m).

Ceinture 2 : sol nu, sablo-vaseux. Limite atteinte par les grandes marées.

Ceinture 3 : peuplement ouvert de *Sporobolus virginicus* avec, par places, *Cressa cretica*.

Ceinture 4 : *Sporobolus coromandelianus*, *Arthrocnemum indicum* et quelques pieds de *Cressa cretica*. Une plage d'*Ipomoea pes-caprae* au milieu de laquelle existe un jeune *Pluchea grevei*.

Ceinture 5 : prairie dense à *Cynodon dactylon* avec *Panicum pseudovoeltzkowii* et, beaucoup moins fréquents, *Ipomoea pes-caprae*, *Tephrosia leucoclada*, *Acacia farnesiana*, *Hyphaene coriacea*, *Flacourtia ramontchii* (1 pied) et *Tamarindus indica* (1 pied).

Ceinture 6 : peuplement ouvert à *Panicum pseudovoeltzkowii*, *Eragrostis chaboussi*, *Indigofera tinctoria*, *Tephrosia leucoclada*, *Ipomoea pes-caprae*, *Leptadenia reticulata*, *Hyphaene coriacea*, *Pouparta minor*, *Commiphora lamii*, *Clerodendrum globosum*.

La sansouire correspond aux ceintures 3 et 4 avec un stade pionnier à *Sporobolus virginicus* et *Cressa cretica*. L'augmentation de l'épaisseur de la couverture sableuse laisse place à une végétation psammophile de terre ferme (ceinture 6) qui annonce le fourré des sables jaunes.

Fondamentalement très comparables, ces deux coupes de végétation diffèrent essentiellement par la présence, dans la première, de *Sesuvium portulacastrum*. Le développement de cette espèce semble lié à une texture superficielle du sol plus sableuse associée à une immersion fréquente par les marées.

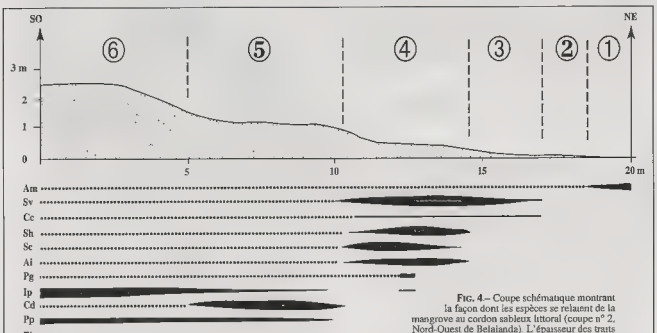


Fig. 4– Coupe schématique montrant la façon dont les espèces se relaient de la mangrove au cordon sableux littoral (coupe n° 2, Nord-Ouest de Belalanda). L'épaisseur des traits matérialisant la présence de chaque espèce est proportionnelle à sa densité de peuplement.
Am : *Avicennia marina* , Sv . *Sporobolus virginicus* ; Cc · *Cressa cretica* , Sh . *Sporobolus halophilus* ; Sc : *Sporobolus coromandelianus* ; Ai : *Arthrocnemum indicum* , Pg : *Pluchea grevei* ; Ip · *Ipomoea pes-caprae* ; Cd : *Cynodon dactylon* ; Pp : *Panicum pseudovoeltzkowii* ; Tl · *Tephrosia leucoclada* , Hc : *Hyphaene coriacea* , Af . *Acacia farnesiana* , Ti · *Tamarindus indica* , Ec *Eragrostis chaboussi* , It · *Indigofera tinctoria* ; Lr . *Leptadenia reticulata* ; Cl *Commiphora lamii* , Pm : *Pouparta minor* ; Cg . *Clerodendrum globosum*.

Schematic transect showing the succession of species from mangrove to littoral sand dunes (transect n° 2, NW Belalanda). The thickness of the lines pointing out the presence of a given species is proportional to its density.

STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES STADES INITIAUX DES SANSOUIRES

La structure de la végétation des sansouires est très variable dans le détail ; parfois continu, le tapis végétal s'organise le plus souvent en touffes, en particulier dans les stades initiaux de la série. Quelques transects illustrent la mise en place, la structure et l'évolution de cette végétation.

EXEMPLE DE LA DÉPRESSION DE LA BATTERIE

La dépression de la Batterie est formée des atterrissements du Fiherenana (Fig. 1). Elle est sillonnée par d'anciens bras du fleuve, aujourd'hui canalisé par une digue. La dernière crue ayant submergé la digue date de 1978 et s'est traduite par un dépôt de quelques millimètres d'alluvions très fines. Aux très grandes marées, cette dépression, limitée à l'Ouest par un cordon dunaire et au Sud par une mangrove, peut être envahie par la mer, ce qui maintient une importante quantité de sel dans ses parties les plus basses qui sont ainsi sursalées et en général dépourvues de végétation.

La mangrove progresse vers la mer au Sud cependant que sa bordure interne régresse par suite d'un colmatage sableux en provenance du cordon littoral de dunes vives. Les terrains ainsi libérés, très plats et subhorizontaux, sont tout d'abord nus et constituent ce que nous appellerons le « niveau de base ». Puis, par places, ce niveau de base va être colonisé par *Arthrocnemum indicum* qui se développe en formant des touffes sensiblement circulaires. Chacune de ces touffes se comporte alors comme un barrage qui retient le sable soufflé par les vents ; de petites buttes se forment, cependant que le diamètre des touffes augmente (transect Bat Ai 1, longueur 12 m, Fig. 5 et 6).
La comparaison du profil du sol dans les zones non encore colonisées par la végétation d'une part, et au milieu des touffes d'*Arthrocnemum* d'autre part, montre clairement cet ensemblement superficiel.

• ***Zones non encore colonisées du niveau de base :***
Sol à texture sablo-limoneuse dans tout le profil avec alternance, surtout près de la surface, de couches tantôt plus sableuses et tantôt plus limoneuses (structure microstratifiée). Des traces d'oxydation dans tout le profil (fosse de 50 cm de profondeur).

• ***Au milieu d'une touffe d'*Arthrocnemum *:***
0 - 8 cm : sable plus ou moins limoneux ;
structure particulaire à tendance massive.
8-15 cm : sable jaune.
15-20 cm : horizon limoneux.
20-25 cm : sable jaune.
Au-delà, structure microstratifiée ; des taches d'oxydation de 33 à 45 cm (le niveau de base est ici à 20 cm)

Au bout de quelques années, d'autres espèces se rajoutent. Dans un premier temps, *Arthrocnemum* s'accompagne de *Cressa cretica* (transect Bat Ai 2, longueur 8 m, Fig. 5 et 6). Parallèlement, la partie centrale des touffes d'*Arthrocnemum* se nécrose, chaque pied formant alors un anneau plus ou moins morcelé. La régression d'*Arthrocnemum* au centre des touffes semble liée non seulement à la sénescence, puis à la mort des vieux rameaux, mais aussi à la hauteur du sable accumulé par ces touffes. En effet, à partir de 50 cm environ d'épaisseur par rapport au niveau de base, ce sable ne profite plus des remontées humides permanentes en provenance de la nappe phréatique. Ce nouveau milieu sableux trop sec et insuffisamment salé favoriserait donc la disparition des vieux pieds d'*Arthrocnemum* par épuisement et empêcherait en même temps la mise en place de jeunes individus dont le développement nécessite un biotope humide.

D'autres espèces plus psammophiles se rajoutent au fur et à mesure que la hauteur des buttes augmente (transect Bat Ai 3, longueur 10 m, Fig. 5 et 6) et on trouve alors *Cressa cretica*, *Arthrocnemum indicum*, *Sporobolus coromandelianus, S. virginicus* et *Cyperus rotundus*.

Avec le temps, les buttes viennent à converger et de nouvelles espèces à tempérament foncièrement psammophile et moins halophile se mettent en place, comme *Panicum pseudovoeltzkowii* (transect Bat Ai 4, longueur 14 m, Fig. 5 et 6). Parallèlement, *Arthrocnemum* et *Cressa* régressent et la sansouire se transforme peu à peu en une prairie psammophile à *Panicum pseudovoeltzkowii*.

Deux transects illustrent cette transformation.

• ***Transect Bat Ai Pp (longueur 20 m, Fig. 7).***– Ce transect montre clairement les modifications floristiques liées à des apports sableux : *Arthrocnemum indicum*, pur à l'origine du transect, se mélange ensuite à *Cressa cretica*. Ces deux espèces régressent alors qu'apparaît *Sporobolus virginicus* qui, avec l'augmentation de la couverture sableuse, va lui-même laisser la place à *Panicum pseudovoeltzkowii* accompagné de *Cynodon dactylon*.

Le niveau de base (observé à 2 m de l'origine du transect) est microstratifié sur les 21 premiers cm, sableux endessous ; ce sable, de couleur d'abord jaune, devient grisâtre à l'approche de la nappe qui est à 59 cm (observation du 12 mars 1986).

• ***Transect Bat Pp Cc (longueur 10 m, Fig. 8).***– Tant que la couverture sableuse reste mince sur le niveau de base (jusqu'à 50 cm environ), le peuplement végétal est composé de *Cressa cretica* et de *Sporobolus virginicus*.

L'augmentation de l'épaisseur de la couverture sableuse se traduit par la diminution de la densité de ces deux espèces, puis par leur disparition, alors que se développe *Panicum pseudovoeltzkowii* accompagné d'autres psammophiles (*Eragrostis chabovisii, Cleome tenella*) et

Arthrocnemum indicum
cm
50
0
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 m
Bat Ai1
cm
50
0
0 1 2 3 4 5 6 7 8 m
Bat Ai2
Arthrocnemum indicum
Cressa cretica
cm
50
0
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 m
Bat Ai3
Cressa cretica
Arthrocnemum indicum
Sporobolus coromandelianus
Sporobolus virginicus
Cyperus rotundus
cm
0
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 m
Bat Ai4
Cressa cretica
Arthrocnemum indicum
Atriplex parrieri
Cyperus rotundus
Sporobolus virginicus
Panicum pseudovoeltzkowii
Sporobolus coromandelianus

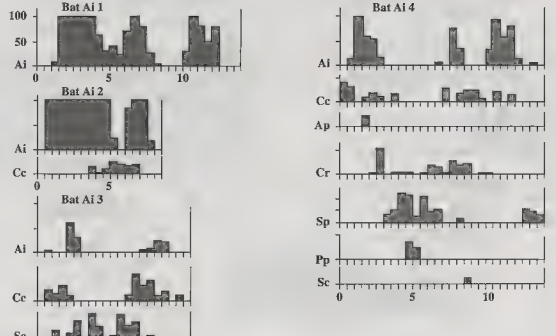


FIG. 6 – Transects Bat Ai 1 à 4. Variations des recouvrements linéaires (en %) des espèces. Ai : *Arthrocnemum indicum* ; Cc : *Cressa cretica* ; Sc : *Sporobolus coromandelianus* ; Sv : *S. virginicus* ; Cr : *Cyperus rotundus* ; Ap : *Atriplex perrieri* ; Pp : *Panicum pseudovoeltzkowii*. *Transects Bat Ai 1 to 4. Changes in linear covering (%) of species.*

de quelques pieds de *Cynodon dactylon*. L'existence d'un individu de *Pluchea grevei* montre la possibilité d'embuissonnement de ces peuplements.

A mi-longueur du transect, le sol, sableux, est sec sur les 13 premiers cm avec une structure particulaire à tendance massive ; plus en profondeur, le sol est humide à structure particulaire (observation du 12 mars 1986).

Certaines zones de la dépression de la Batterie, n'étant pas situées directement sous le vent des dunes vives, ne reçoivent que très peu d'apports sableux. Lorsqu'il s'y développe, le peuplement d'*Arthrocnemum indicum*, plus ou moins mêlé de *Sporobolus virginicus*, peut former un tapis subcontinu sur le niveau de base. Un exemple en est fourni par le transect Bat Ai 5 (longueur 10 m).

Le sol est microstratifié avec alternance d'horizons sableux et d'horizons limoneux, tous mouillés. La nappe phréatique est à 37 cm (observation du 9 avril 1986).

La flore compte deux espèces dont les recouvrements linéaires (pourcentage de la longueur du sol recouverte par l'espèce considérée) sont :

Arthrocnemum indicum (68,4 %)
Sporobolus virginicus (12,2 %)

Le sol est nu sur un quart de la longueur du transect (25,7 %).

Il peut arriver qu'*Arthrocnemum indicum* fasse défaut, et *Sporobolus virginicus* forme alors des peuplements quasi monospécifiques. Un exemple de tels peuplements est illustré par le transect Bat Sv 1 (longueur 10 m) situé dans une dépression interdunaire, où *Sporobolus virginicus*, seule espèce présente, forme un tapis continu (100 % de recouvrement).

Profil du sol (observation du 14 mars 1986) :
0-22 cm : horizon limoneux, brun, à structure massive.
22 -55 cm : sable jaune avec des traces d'oxydation.
55 cm et au-delà : sable grisâtre.
La nappe est à 67 cm.

Des apports sableux peuvent modifier ce peuplement, qui devient alors plus ouvert et évolue vers une prairie à *Panicum pseudovoeltzkowii*. Les transects Bat Sv 2 et 3 (longueur totale 20 m, FIG. 9), situés à une dizaine de mètres de Bat Sv 1, illustrent ces modifications.

FIG. 5 – Transects Bat Ai 1 à 4. Structure de la végétation et distribution des espèces le long de chaque transect. Les flèches localisent les profils de sols décrits dans le texte.

Transects Bat Ai 1 to 4. Vegetation structure and species distribution in each transect. Arrows localize the described soils sections.

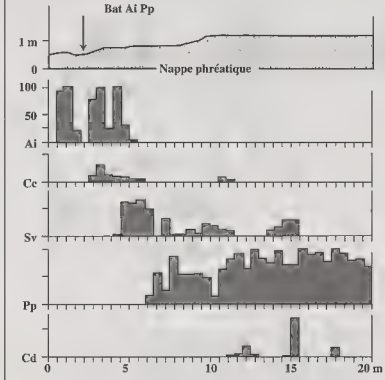


FIG. 7. - Transect Bat Ai Pp. Variations des recouvrements linéaires (en %) des espèces et profil topographique. La flèche localise le profil pédologique décrit dans le texte. Ai : *Arthrocnemum indicum* , Cc : *Cressa cretica* ; Sv : *Sporobolus virginicus* ; Pp : *Panicum pseudovoeltzkowii* ; Cd : *Cynodon dactylon*. *Transect Ai Pp.*

Changes in linear covering (%) of species and topographical profile. The described pedological section is localized by the arrow.

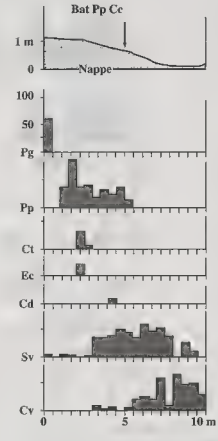


FIG. 8. Transect Bat Pp Cc. Variations des recouvrements linéaires (en %) des espèces et profil topographique. La flèche localise le profil pédologique décrit dans le texte Pg : *Pluchea grevei* ; Pp : *Panicum pseudovoeltzkowii* , Ct : *Cleome tenella* ; Ec : *Eragrostis chahoussii* ; Cd : *Cynodon dactylon* , Sv : *Sporobolus virginicus* ; Cc : *Cressa cretica*.

Transect Bat Pp Cc. Changes in linear covering (%) of species and topographical profile. The described pedological section is localized by the arrow.

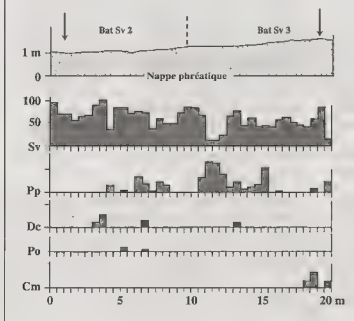


FIG. 9. Transects Bat Sv 2 et 3 Variations des recouvrements linéaires (en %) des espèces et profil topographique Les flèches localisent les profils pédologiques décrits dans le texte Sv : *Sporobolus virginicus* ; Pp : *Panicum pseudovoeltzkowii* , Dc : *Dactyloctenium capitatum* ; Po : *Portulaca oleracea* ; Cm : *Cyperus crassipes* (= *C. maritimus*).

Transects Bat Sv 2 and 3. Changes in linear covering (%) of species and topographical profile. The described pedological sections are localized by arrows.

TABLEAU I.– Recouvrements linéaires des différentes espèces et proportion de sol nu pour les transects Bat Sv 2 et Bat Sv 3
Linear covering of species and percentage of bare soils in transects Bat Sv 2 and Bat Sv 3.

	RECOUVREMENTS LINÉAIRES	
	Bat Sv 2	Bat Sv 3
Sporobolus virginicus	64,0 %	46,0 %
Panicum pseudovoeltzkowii	5,1 %	16,4 %
Dactyloctenium captutum	2,6 %	0,5 %
Portulaca oleracea	0,5 %	
Cyperus crassipes		2,7 %
Sol nu	32,5 %	41,1 %

Les recouvrements linéaires des espèces rencontrées le long de Bat Sv 2 et 3 sont fournis dans le tableau I.

A 1 mètre de l'origine de Bat Sv 2, le sol montre le profil suivant (observation du 14 mars 1986) :

0 - 5 cm : horizon limono-sableux ; structure particulaire à tendance massive.

5 - 50 cm : sable jaune ; à 40 cm, niveau limoneux correspondant à l'horizon de surface de Bat Sv 1.

La nappe phréatique est à 107 cm.

A l'extrémité terminale de Bat Sv 3, le sol est constitué, dans les premiers 90 cm, de sable jaune à structure particulaire (une légère tendance massive apparaît dans les 2 cm superficiels). Cet horizon sableux surmonte l'horizon limoneux correspondant à la surface de Bat Sv 1. La nappe phréatique est à 157 cm.

EXEMPLE DE LA DEPRESSION D'IFATY

La dépression d'Ifaty (FIG. 1) est une ancienne dépression lagunaire, aujourd'hui isolée de la mer par un cordon dunaire fixé portant un fourré à *Euphorbia stenoclada* (pour la structure et la composition floristique des fourrés à *Euphorbia stenoclada*, voir RABESANDRATANA *et al.*, 1976, et THOMASSON, 1982).

Les parties les plus basses de cette dépression sont en grande partie occupées par une sansouire où *Arthrocnemum indicum*, mélangé en proportions variables à *Sporobolus virginicus*, forme un tapis végétal subcontinu. Deux transects permettent de préciser la structure de cette sansouire.

• ***Transect Ifa Ai 1 (longueur 10 m).***– Sol (à mi-longueur du transect ; observation du 12 avril 1986) :

0-20 cm : horizon sablo-limoneux beige, humide ; structure massive à tendance polyédrique.

20-72 cm : sable jaune ocracé légèrement limoneux ; structure massive à tendance particulaire.

72 cm et au-delà : sable vert, très humide ; structure particulaire.

Flore : 3 espèces dont les recouvrements linéaires sont :
Arthrocnemum indicum (92,5 %)
Sporobolus virginicus (2,5 %)
Cressa cretica (0,2 %)
Le sol nu représente 7,5 % de la longueur du transect.

• ***Transect Ifa Ai 2 (longueur 10 m).***– Sol (à mi-longueur du transect ; observation du 12 avril 1986) :

0-40 cm : sable fin plus ou moins limoneux à structure massive, allant du brun clair ocracé en surface au beige vers le bas ; des nodules blanchâtres dans tout cet horizon

40-50 cm : sable légèrement limoneux très humide, beige ; structure massive à tendance particulaire. Une zone noirâtre à 49 - 50 cm.

50 cm et au-delà : sable vert humide, à légère odeur organique.

Flore : 2 espèces dont les recouvrements linéaires sont :
Arthrocnemum indicum (59,4 %)
Sporobolus virginicus (26,6 %)
Le sol nu représente 29,6 % de la longueur du transect.

De même qu'à la Batterie, on rencontre par places dans la dépression d'Ifaty des peuplements purs de *Sporobolus virginicus* dont un exemple est fourni par le transect Ifa Sv (longueur 10 m). *S. virginicus* forme ici un tapis subcontinu (92,9 % de recouvrement linéaire). Le sol est identique à celui de Ifa Ai 2.

Dans certaines zones un peu surélevées par rapport aux précédentes, un autre faciès de la sansouire peut se mettre en place, où *Salsola littoralis* remplace *Arthrocnemum indicum*. Les transects Ifa Sl 1 et 2 (chacun d'une longueur de 10 m, FIG. 10 et 11) correspondent à ce faciès.

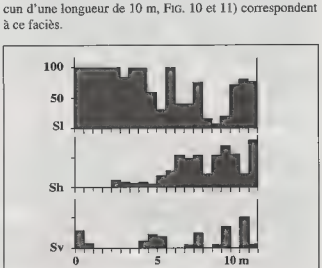


FIG. 10.– Transect Ifa Sl 1. Variations des recouvrements linéaires (en %) des espèces. Sl : *Salsola littoralis* ; Sh : *Sporobolus halophilus* ; Sv : *Sporobolus virginicus*.
Transect Ifa Sl 1. Changes in linear covering (%) of species

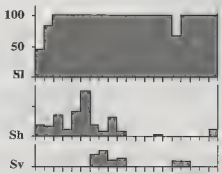


FIG. 11 – Transect Ifa Sl 2. Mêmes explications que pour la FIG. 15.
Transect Ifa Sl 2. Same explanations as FIG. 15.

Sol :
0-28 cm : horizon brun grisâtre, sableux ; structure massive à tendance polyédrique en surface ; cet horizon devient vers le bas brun jaune avec une structure massive à tendance particulaire.
28-50 cm : sable jaune ocracé ; structure particulaire.
50 cm et au-delà : horizon induré, sableux, jaune ocracé.

Les recouvrements linéaires des espèces rencontrées le long de Ifa Sl 1 et 2 sont fournis dans le tableau II.

Ces peuplements à *Salsola littoralis* sont relativement rares dans les environs de Tuléar. Nous en avons cependant observé en abondance dans certaines zones halophiles du Sud-Ouest malgache (où par ailleurs *Arthrocnemum indicum* est peu fréquent), en particulier aux environs des villages d'Andavadaoka et de Beheloka

DEVENIR DES SANSOUIRES

Le problème de l'évolution des sansouires a déjà été évoqué, principalement dans le cas où les apports sableux éoliens sont abondants : la végétation évolue alors vers une prairie à *Panicum pseudovoeltzkowii*, prélude à l'installation des peuplements ligneux des sables jaunes.

Dans le cas où les apports sableux sont beaucoup plus lents, le sol reste plus humide et la sansouire peut alors se transformer progressivement en un peuplement à *Sclerodactylon macrostachyum*[1].

Dans un premier temps, cette espèce se rajoute au groupe des halophytes, cependant qu'*Arthrocnemum indicum* et *Cressa cretica* régressent. De nouvelles espèces vont s'installer, d'abord herbacées (*Fimbristylis ferruginea* par exemple), puis ligneuses (*Pluchea grevei*, *Cryptostegia grandiflora*). La structure de ce stade, encore très ouvert et dans lequel la strate herbacée reste dominante, a été étudiée dans la dépression de l'aéroport (transect Aer Sm, longueur 100 m, FIG. 12).

Sol (observation du 23 janvier 1979) :
0-20 cm : horizon A_o ressuyé, brun foncé avec quelques taches grises, limono-argileux, à structure polyédrique.
20-40 cm : horizon A(B) humide, brun jaune avec quelques taches grises et de nombreuses taches rouille, sableux ; structure massive à tendance particulaire.
40-80 cm : horizon B_g trempé, brun jaune à structure particulaire.
80-100 cm : horizon B_G noyé, brun olive clair à structure particulaire.
La nappe phréatique est à 80 cm.
Flore : 9 espèces ayant pour recouvrements linéaires :
Herbacés : *Sclerodactylon macrostachyum* (17 %)
Sporobolus virginicus (13,73 %)
Salsola littoralis (3,74 %)
Sporobolus halophilus (3,24 %)
S. coromandelianus (0,97 %)
Paspalum vaginatum (0,32 %)
Lianes : Asclépiadacée[2] (0,85 %)
Leptadenia reticulata (0,04 %)
Ligneux : *Pluchea grevei* (8,22 % ; les individus ont entre 60 cm et 2 m de hauteur).

Le sol nu, qui montre d'abondantes efflorescences salines, occupe 58,25 % de la longueur du transect

Les stades évolutifs ultérieurs, consécutifs à de nouveaux apports sableux, montrent une strate ligneuse de plus en plus dense où domine *Pluchea grevei* avec, entre autres, *Lycium tenue*, *Acacia sp.*, *Salvadora angustifolia*, alors que la strate herbacée se clairsème. Ce stade est typiquement un fourré à *Pluchea grevei*. Par la suite, un fourré à *Euphorbia laro* (THOMASSON & THOMASSON, 1992) peut finir par se développer si la couverture sableuse est suffisante

Le tableau III résume les données ci-dessus concernant l'évolution de la série halophile.

TABLEAU II – Recouvrements linéaires des espèces rencontrées le long des transects Ifa Sl 1 et Ifa Sl 2.
Linear coverung of species in transects Ifa Sl 1 and Ifa Sl 2

	RECOUVREMENTS LINÉAIRES	
	Ifa Sl 1	**Ifa Sl 2**
Salsola littoralis	68,6 %	94,5 %
Sporobolus virginicus	10,2 %	3,9 %
Sporobolus halophilus	26 %	12,7 %
Sol nu	15,9 %	4,5 %

[1]Rappelons que l'habitat de *Sclerodactylon* ne se limite pas aux seules dépressions salines. Cette espèce se rencontre tout au long de la côte ouest de Madagascar, tant sur sables littoraux que sur grès de plage (BOSSER, 1969).
[2]Petite liane herbacée que nous n'avons pu déterminer

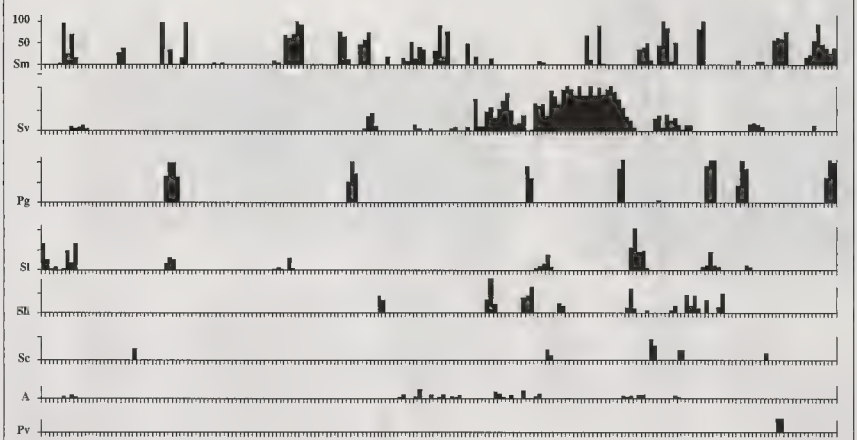
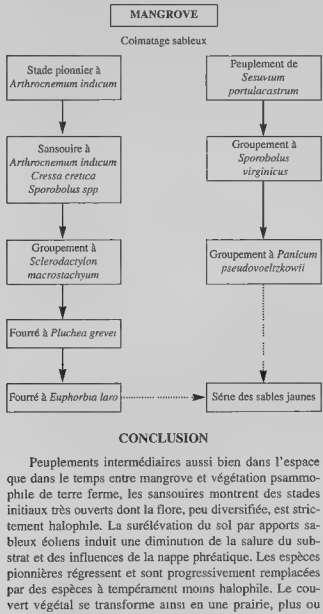


FIG. 12. Transect Aer Sm Variations des recouvrements linéaires (en %) des espèces Sm *Sclerodactyon macrostachyum* , Sv *Sporobolus virginicus* ; Pg . *Pluchea grevei* . St : *Salsola littoralis* ; Sh · *Sporobolus halophilus* , Sc *S. coromandelianus* , A . Asclépiadacée (liane herbacée) ; Pv *Paspalum vaginatum* ; Lr *Leptadenia reticulata*

Transect Aer Sm. Changes in linear covering (%) of species.

Tableau III.– Schéma évolutif de la série halophile.
Schematic evolution of the halophilous succession



CONCLUSION

Peuplements intermédiaires aussi bien dans l'espace que dans le temps entre mangrove et végétation psammophile de terre ferme, les sansouires montrent des stades initiaux très ouverts dont la flore, peu diversifiée, est strictement halophile. La surélévation du sol par apports sableux éoliens induit une diminution de la salure du substrat et des influences de la nappe phréatique. Les espèces pionnières régressent et sont progressivement remplacées par des espèces à tempérament moins halophile. Le couvert végétal se transforme ainsi en une prairie, plus ou moins ouverte, et qui pourra, avec la poursuite des apports sableux, évoluer en un fourré à Euphorbes.

BIBLIOGRAPHIE

ADAM, J G., 1965.– La végétation du delta du Sénégal en Mauritanie (Le cordon littoral et l'île de Thiong). *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 27 : 121-138

BIGOT, L., 1971.– Contribution à l'étude écologique des peuplements halophiles de la région de Tuléar. III. Les « Sansouires » et les marais. *Ann. Univ. Mad.*, , Sc., 8 : 81-94.

BOSSER, J., 1969.– Graminées des pâturages et des cultures à Madagascar. *Mém. O.R.S.T.O.M.*, 35, 440 p

BREEN, C.M., EVERSON, C. & ROGERS, L., 1977.– Ecological studies on *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth with particular reference to salinity and inundation. *Hydrobiologica*, 54 (2) ; 135-140.

DERIJARD, R., 1963.– Note préliminaire sur la localisation et le peup ment de certains atterrissements sablo-vaseux et vaseux intertidaux la région de Tuléar *Ann. Univ. Mad.*, Sc., 1 : 201 220 et *Rec. trav mar Endoume Marseille*, h s., suppl n° 1.

MORAT, P., 1969.– Note sur l'application à Madagascar du quotient pl voobermique d'Emberger. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Biol., 10 : 117-133

PARADIS, G. & ADJANOHOUN, E., 1974.– L'impact de la fabricatio du sel sur la végétation de la mangrove et la géomorphologie dans Bas-Dahomey. *Ann Univ. Abidjan*, E, 7 (1) : 599-612.

RABESANDRATANA, R., RAKOTOZAFY, A. & THOMASSON, M 1976.– Le fourré des dunes de sables blancs dans les environs d Tuléar (Sud-Ouest malgache) *Ann. Univ. Mad.*, sér Sc. nat. et Mat 13 : 117-130

SOURDAT, M., 1970.– Carte pédologique de Tuléar Ambohimahavelon à 1/10 000 en couleur sur fond IGN (C 58 - D 58). Notice multigr , 6 p. et 33 annexes, O.R.S.T.O.M., Tananarive.

THOMASSON, M , 1982.– Groupements végétaux de la plaine de Tuléar aud les groupements sur sables jaunes. *Mad. Rev. Géo*, 40 . 65-82.

THOMASSON, G. & THOMASSON, M., 1992.– La végétation des so récents dans le Sud-Ouest malgache. Exemple de Tuléar. I - La séri des alluvions fluviatiles. *Bull. Ecol.*, 23 (1-2) . 27-33

VANDEN BERGHEN, C., 1979 – La végétation des sables maritimes d la Basse Casamance méridionale (Sénégal). *Bull. Jard Bot. Nat Belg.*, 49 : 185-238.

ANNEXE
Inventaire des espèces citées

Acacia farnesiana (L.) Willd. (Légumineuses)
Acacia sp (Légumineuses)
Atriplex perrieri Léandri (Chénopodiacées)
Arthrocnemum indicum Moq. (Chénopodiacées)
Avicennia marina Vierh (Aviceniacées)
Cleome tenella L. (Capparidacées)
Clerodendrum globosum Mold. (Verbénacées)
Commiphora lamu H. Perr. (Burséracées)
Cressa cretica L. (Convolvulacées)
Cryptostegia grandiflora R. Br. (Périplocacées)
Cynodon dactylon (L.) Pers. (Graminées)
Cyperus crassipes Vahl (Cypéracées)
Dactyloctenium capitatum A. Camus (Graminées)
Eragrostis chabousti Bosser (Graminées)
Euphorbia laro Drake (Euphorbiacées)
Euphorbia stenoclada Baillon (Euphorbiacées)
Fimbristylis ferruginea Vahl (Cypéracées)
Flacourtia ramontchi L'Hérit. (Flacourtiacées)
Hyphaene coriacea Gaertn. (Palmiers)
Indigofera tinctoria L. (Légumineuses)
Ipomoea pes-caprae Roth (Convolvulacées)
Leptadenia reticulata Wight (Asclépiadacées)
Lycium tenue Willd. (Solanacées)
Panicum pseudovoeltzkowii A. Camus (Graminées)
Paspalum vaginatum Swartz (Graminées)
Pluchea grevei (Baillon) H. Humb. (Composées)
Portulaca oleracea L. Portulacacées)
Poupartia minor (Boj) L. March (Anacardiacées)
Salsola littoralis Moq. (Chénopodiacées)
Salvadora angustifolia Turill (Salvadoracées)
Sclerodactylon macrostachyum (Benth.) A. Camus (Graminées)
Sesuvium portulacastrum L., (Portulacacées)
Sporobolus coromandelianus (Retz.) Kunth (Graminées)
Sporobolus halophilus Bosser (Graminées)
Sporobolus virginicus (L.) Kunth (Graminées)
Tamarrindus indica L. (Légumineuses)
Tephrosia leucoclada Scott Elhot (Légumineuses)

ERRATUM

Tuléaraude Pellerin *Bull. Ecol.*, t. 24 (2-3 4) 1993 . 179-189.– **Relations interspécifiques entre le Chevreuil (*Capreolus lus* L.) et le Sanglier (*Sus scrofa* L.)**

84.– Dans la figure 2, les classes I et III1, III2 et IV2, IV3 et V sont à regrouper.

88.– Le tableau VII présente un alignement défecteux

TABLEAU VII.– Imprégnation des frottis de chevreuils et de sangliers avec du goudron de pin (forêt de Ferrières, 1992).

Impregnation of the fraying stocks of the Roe-Deer and the Wild Boar with pine-tar (Ferrières forest, 1992).

Numéro de parcelle	283		261, 263	
Traces	**Chevreuil**	**Sanglier**	**Chevreuil**	**Sanglier**
Nombre de frottis ou frottoirs imprégnés (T)	136	14	7	43
Nombre de frottis ou frottoirs abandonnés	100	7	4	4
Nombre de frottis portant des coups (1)	18	6	1	38
Nombre de frottis ou de frottoirs nouveaux (2)	8	3	0	13
Nombre de frottis non retrouvés	10	1	2	1
Régalis territoriaux nouveaux (3)	3	–	0	–
Nombre total de réactions R = 1+2+3	29	9	1	51
Taux de réaction R/T (en %)	21 %	62 %	14 %	118 %

ull. Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 179-189

e peup

RELATIONS INTERSPÉCIFIQUES ENTRE LE CHEVREUIL (*CAPREOLUS CAPREOLUS* L.) ET LE SANGLIER (*SUS SCROFA* L.)*

Jean-Claude PELLERIN

Laboratoire LEDALOR - I.U.P. Université Paris XII
Avenue du Général de Gaulle - 94010 Créteil cedex

SUMMARY
(original scientific paper)

RELATIONSHIPS BETWEEN THE ROE-DEER (CAPREOLUS C.) AND THE WILD BOAR (SUS SCROFA)

The areas frequented by the roe deers (Capreolus capreolus L.) and the wild boars (Sus scrofa L.) placed in the Croissy's Park (Ferrières forest, Seine-et-Marne) are overlaped.

The roe deers come under a disturbance when there are concentrations of wild boars. On feeding places, the roe-deers are keeping far from the wild bours. The roe-deers, which fraying stocks have been « souled » by the mud covered wild boars, reinforce their territory's marks. This led us to make a experimental transposition of these observations by applying muds extracted from the wild boar's wallows. Some agressive reactions dues to that disturbance are noticed between roe-bucks. The fraying stocks are revived or set up again close by. These are joined to many territory's scrapes. In the areas, where the wild boar's compagnies are stationed, we observe a clear disjonction between fraying stocks and scrapes. A small number of new fraying stocks is joined to an increase of territory s scrapes. These disturbed areas become coffee bar areas frequented by the yearling bucks

KEY WORDS : *Capreolus capreolus* - Interspecific relationships - *Sus scrofa* - Fraying stocks - Field experiments.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les zones que fréquentent les chevreuils (Capreolus capreolus L.) *et les sangliers* (Sus scrofa L.) *situées dans le Parc de Croissy (forêt de Ferrières, Seine-et-Marne) se chevauchent. Les chevreuils subissent un dérangement lorsqu'il y a des concentrations de sangliers. Sur les zones d'affouragement, les chevreuils se tiennent à distance des compagnies de sangliers. Les chevreuils dont les frottis ont et été souillés par des sangliers couverts de boue renforcent leurs marques de territoire.*

Ceci nous a permis d'effectuer une transposition expérimentale de ces observations en appliquant des boues extraites de souilles de sangliers sur les frottis des chevreuils. On enregistre des réactions agressives entre chevreuils mâles provoqués par la perturbation. Les frottis sont ravivés ou rétablis à proximité. Ils sont accompagnés de nombreux régalis territoriaux. Dans les zones où les compagnies de sangliers stationnent, on observe une disjonction nette entre frottis et régalis. Un nombre faible de nouveaux frottis s'accompagne d'une augmentation de régalis territoriaux. Ces zones dérangées deviennent des aires « coffee-bar » frequentées par les mâles subadultes.

MOTS CLÉS : *Capreolus capreolus* - Relations interspecifiques - *Sus Scrofa* - Frottis - Expénences de terrain

INTRODUCTION

Les relations interspécifiques entre populations permettent de mettre en évidence des formes de coexistence ou d'exclusion abordées dans les recherches plutôt en termes de degré de coexistence ou de chevauchement de niches (BARBAULT, 1992). Il y a compétition lorsque des individus d'espèces différentes utilisent des ressources communes en quantité limitée ou, si ces ressources ne sont pas limitées, quand ils se nuisent en les recherchant (BIRCH, 1957).

Différents auteurs ont étudis les relations interspécifiques entre les cerfs et les chevreuils (WILDASH, 1951 *in* BATCHELER, 1960 , CARNE, 1954 ; DELAP, 1955 *in* FONFREDE, 1960 ; ROGER, 1984 ; PELLERIN, 1989) ou avec d'autres Ongulés (RESCHE-RIGON, 1987). Ces recherches montrent des rapports complexes et la vulnérabilité assez fréquente de *C. capreolus* lorsqu'il y a compétition.

Les rapports de *C. capreolus* avec *S. scrofa* ont fait l'objet de rares observations. Selon VON RAESFELD (1977), MARION (1982), les sangliers sont des prédateurs occa-

* Manuscrit reçu le 21 juillet 1992 , version acceptée pour publication le 20 septembre 1993.

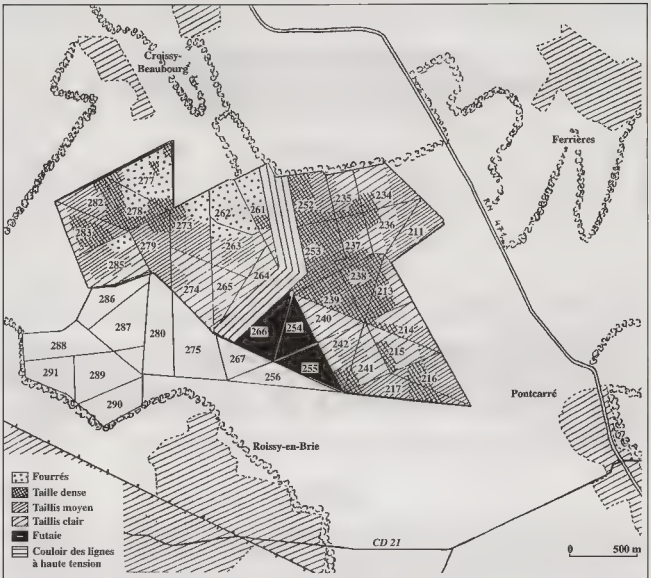


FIG. 1.– Forêt de Fernères. Numérotation du Parc de Croissy selon le plan d'aménagement forestier (1985)
Ferrières' Forest. Numbered parcels of the Croissy's Park according to the plane of the forest-appointments.

sionnels des faons de chevreuils. Nous avons nous-mêmes observé la prédation de chevreuils blessés ou malades par des sangliers.

En forêt de Montiers-sur-Saulx (Meuse), en été, on a observé autour des mares une compétition entre sangliers et chevreuils sur des arbustes frottés par ces deux espèces. En forêt de Fernères (Seine-et-Marne), des sangliers s'étant souillés ont recouvert de boue des frottis de chevreuils Ceux-ci les ont refaits avec une intensité plus importante. Ces comportements joints à l'observation directe de manifestations agressives des sangliers à l'égard des chevreuils à proximité des dépôts alimentaires, nous ont laissé supposer qu'il existait une forme de compétition par interférence passive (DAJOZ, 1974) ou en certaines occasions une compétition par préemption (SCHOENER, 1983).

Nous nous sommes substitués aux sangliers en réalisant les mêmes recouvrements sur les frottis de plusieurs chevreuils. Ensuite, on a tenté d'attirer les sangliers avec un produit déposé sur leurs frottoirs puis sur un nombre limité de frottis de chevreuils. On a simplement enregistré les réactions des deux espèces.

Ces opérations se sont déroulées pendant une période où les cerfs après la perte de leurs bois ont émigré hors du site d'étude et les biches se sont dispersées.

SITE D'ÉTUDE ET PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Le site d'étude

A 25 km à l'est de Paris, d'une superficie de 348 ha, le Parc de Croissy se situe à l'ouest du massif de Ferrières. La topographie est celle d'un plateau à 110 mètres d'altitude moyenne. Le substrat géologique principal est le limon des plateaux, formation quaternaire qui supporte des sols bruns lessivés à tendance hydromorphe et à humus de type mull acide.

La forêt est une chênaie charmaie anciennement traitée en taillis-sous-futaie. L'application d'un plan de conversion en futaie régulière depuis 1985 a conduit à réaliser de nombreuses coupes et à employer occasionnellement la régénération artificielle. Dans le Parc de Croissy (33 parcelles), « la mise en défens » de deux parcelles de régénération sur les neuf réalisées actuellement s'est accompagnée d'engrillagements empêchant l'accès des animaux. Le Parc est sillonné d'allées herbacées larges de 15 mètres en moyenne et d'un couloir de lignes électriques large de 200 mètres. Ce dernier est occupé par des fourrés de bouleaux d'âges différents et par un tapis de graminées où domine *Calamagrostis arundinacea*. L'ensemble est ceinturé par un enclos de faible hauteur (1,1 m à 1,3 m) permettant à toutes les espèces de migrer vers les zones de lisière et d'empêcher la pénétration des promeneurs.

Il comporte trois populations d'Ongulé : *Capreolus capreolus* (L.), *Cervus nippon* (T.), *Sus scrofa* (L.). Les effectifs ont été estimés par des méthodes de recensement mobile et des battues échantillons. Des prélèvements de chasse ont permis de créer des situations de sur ou de sous-densité (TAB. I).

Le Parc est chassé en automne et en hiver au cours de 7 journées de battue. Les prélèvements de Cervidés sont astreints à un plan de chasse (TAB. I). Les prélèvements de sangliers dépendent d'un plan de gestion défini par les chasseurs. De 1979 à 1985 le prélèvement moyen est de 48 sanglıers par an. 50 % à 60 % de la population estimée en fin d'été est éliminée en automne et en hiver

Le protocole expérimental

Les indices de présence.– Les traces des trois espèces d'Ongulés ont été inventoriées en réalisant en automne des relevés dans des quadrats de 50 m espacés de 100 mètres le long de la limite du parc. Les chevreuils en période de faux-rut s'affrontent de part et d'autre de la clôture tandis que les sanglıers la longent régulièrement. Une deuxième opération s'est étendue à la totalité de la station selon une maille carrée de 200 m de coté, en juillet peu avant le rut de *Capreolus capreolus*. Les indices ont été répertoriés soit comme trace de fréquentation, soit comme indiquant un marquage lié au territoire ou à des phases d'agressivité particulière (TAB. II)

Lorsque les traces sont difficiles à imputer à telle ou telle espèce dans les zones où l'intensité des passages est élevée, on utilise une association d'au moins deux indices spécifiques. Ainsi un régalis de chevreuil n'est noté que si l'on trouve des poils ou des fèces ou des frottis de cette espèce à proximité. Afin de faciliter les diagnostics et d'en accroître la fidelité, on a constitué des collections d'indices en prélevant des poils sur des animaux morts et des séries de photos de frottis, de régalis, de souilles, de bauges et de frottoirs.

On veut ainsi étudier le problème de l'interférence entre les espèces lorsque les traces montrent une superposition spatiale ou à l'inverse une exclusion voire des situations intermédiaires.

L'application sur les frottis de chevreuils de boues extraites de souilles de sangliers

Expérimentation durant la phase vernale.– Les chevreuils mâles (brocards) manifestent à cette période leur comportement de territoire en marquant les arbustes par des coups répétés. Neuf équipes de cinq personnes enduisent la partie polie des arbustes frottés par les brocards avec des boues prélevées à la surface des souilles de sangliers les plus fréquentées. On y trouve souvent des soies et une odeur *sui generis* prononcée. Dans la forêt,trois souilles ont été bleuies avec du crû d' ammoniaque, complexe de sels métalliques utilisés comme catalyseur dans l'industrie. Les sangliers sont très attirés par ce produit utilisé comme anti-parasitaire par les chasseurs et dans

TABLEAU I.– Estimation de la densité de chevreuils, de cerfs sika et de Sangliers/ 100 ha dans le Parc de Croissy de 1981 à 1991 (Ferrières) 348 ha
Estimation of the density of roe deers, nippon cervus and Wild Boars/ 247 acres in the Croissy's Park from 1981 to 1991 (Ferrières) 860 acres.

	Densité Chevreuil	Densité C. sika	Densité Sanglier	Pertes Chevreuil	Pertes C. sika	Pertes Sanglier
1979-80	22,8	12,7	17,1	0,6	0,9	14,2
1980-81	14,2	10,4	31,4	6	1,1	18,9
1981-82	9	7,3	31,4	2	1,4	21.4
1982-83	8,4	18,7	22,9	2,6	2,3	15,1
1983-84	10,7	14,8	21,1	2	1,4	15,4
1984-85	13,8	12,4	18,6	2,6	3,4	12,9
1985-86	7,8	3,7	20	3,4	3,4	11,4
1986 87	13,3	2,8	17,1	2,3	0,9	10
1987 88	9,1	4,2	20	2,3	0,9	13,7
1988 89	13,5	9,3	24,2	2	0,3	16.8
1989-90	14,1	6,1	18,5	2,9	0,9	12
1990-91	17,8	6,8	17,1	2,9	0	7,7

Les pertes représentent la mortalité due aux accidents et à la chasse.

TABLEAU II.– Principaux indices de présence à associer pour déterminer l'espèce et le type de fréquentation dans un site où sont confinés *C capreolus, Cervus nippon* et *Sus scrofa* Parc de Croissy, Ferrières.

Main indices of presence to associate in order to determine the species and the type of frequentation where C capreolus, Cervus nippon *and* Sus scrofa *are confined*

Indices	Eléments de comparaison	Chevreuil *Capreolus capreolus*	Cerf sika *Cervus nippon*	Sanglier *Sus scrofa*
TRACES DE FRÉQUENTATION REPÉRÉES HABITUELLEMENT				
Traces de pas	largeur de voie :	8 à 16 cm	12 à 16 cm	19 25 cm piétinement
	long de l'empreinte :	3,5 à 4,5 cm	4,4 à 6,4 cm	3,5 à 9,3 cm
	forme de l'empreinte :	triangulaire	arrondie pinces parallèles	arrondie à trapézoïdale
	% long de la sole :	66 %	50 %	30 %
Traces de prise aliments	extrémités plantes :	languette/arrachage	languette/arrachage	mâchonnement
	écorçage d'arbres :	sillons < 4mm	sillons > 5-6 mm	–
	au niveau du sol :	grattage litière	grattage litière	sol retourné
Feces	forme :	en noyau d'olive	en noyau d'olive	figue, bouse, boudin
	aspect extrémité :	une pointe ou deux	1 pointe et 1 creux	formes diverses
	longueur :	10 à 14 mm	10 à 15 mm	en général > 30 mm
	largeur :	7 à 1 mm	8 à 12mm	en général > 20 mm
	disposition :	tas ou en ligne	tas ou en ligne	tas éparpillés
Autres indices	grattage :	régalis 50x30 cm	régalis 60x40 cm	souilles, bauges
	couleur des poils :	blonds, gris	bruns, gris	noirs, bruns, blonds
	apex des poils :	noir et court	noir et long	fourchu
	longueur des poils :	30 à 40 mm	50 à 80 mm	50 à 100 mm
	divers :	ronds de poursuite		
Autres traces sur les arbres	frottis :	frayure en février	frayure en juil-août	élimination boue polissage
	frottoir particulier :	–	Epicéas et *Abies*	Epiceas et *Abies*
Traces par rapport à clôture	poils accrochés :	crête et base	crête	crête
	déformations clôture :	enfoncée par charges	–	enfoncée, affaissée soulevée
	traces de pas :	coulées et sauts	coulées et sauts	passages, sauts
TRACES DE FRÉQUENTATION AVEC UN MARQUAGE DU DOMAINE VITAL				
Traces sur les arbres	marques :	frottis avec coups	frottis avec coups	entailles obliques
	diamètres arbres :	2 à 6 cm	4 à 12 cm	5 à 30 cm
	hauteur minimum/sol :	30 cm	40 cm	30 cm
	hauteur moyenne/sol :	50 cm	60 cm	50 à 60 cm
	caractéristiques :	lacérations polissage au centre	lacérations polissage au centre	lacérations frottements
Traces sur le sol	grattages :	régalis avec stries convergentes	régalis avec stries convergentes	souilles pérennes « nids » de mise bas
	allure générale :	régalis surcreusés	régalis surcreusés	excavation
	particularités :	triangulaires	ovales, vastes	soies abondantes

l'agriculture. Un dépôt de 20 kg effectué dans une zone du Parc de Croissy en 1986 a été utilisé par les sangliers le lendemain et l'est encore en 1992 malgré sa dilution liée au ruissellement et au lessivage. Plusieurs types de boues ont été utilisées à partir de la première expérience de façon à tester les réactions du chevreuil : une boue bleue comportant l'odeur de l'ammoniaque et du sanglier, une boue ocre comportant uniquement l'odeur du sanglier et une boue verte sans odeur. Les applications de boues sont faites à la spatule dans la partie basse du frottis et au pinceau dans la partie haute de façon à reproduire les marques boueuses réalisées par *Sus scrofa*. Les arbustes frottés et imprégnés par nos soins sont numérotés avec un code permettant un repérage par rapport aux limites des parcelles. L'essence, l'état de l'arbuste, son diamètre et le nombre de régalis environnants sont notés. Les parcours des équipes sont balisées à l'aide de rubans placés en hauteur de façon à retrouver la totalité des marques.

Trois types de frottis en plus des frottis anciens sur arbres morts sont enduits. Il s'agit des frottis de frayure réalisés en février, des premiers frottis territoriaux de mars et avril marqués de coups d'andouillers et des frottis régulièrement polis permettant dès la mi-avril de créer un signal visuel et olfactif. Selon CHAIGNEAU (1968) chaque brocard opère sur 40 à 50 arbustes.

On a choisi les deux premières années deux ensembles de parcelles : l'un est localisé dans le Parc de Croissy où la densité des sangliers est élevée, l'autre se situe à l'extérieur dans une zone où les passages de sangliers sont rares. Leurs structures physionomiques sont identiques. La troisième année, la zone retenue est fréquentée par des compagnies de sangliers cherchant à utiliser les nombreuses mares et les fossés pleins d'eau.

***Durée de l'intervention*.– Les équipes opèrent en une seule journée pendant une phase où le nombre des frottis est considéré comme stable (SEMPERE 1982). Les réactions des chevreuils et des sangliers sont examinées quinze jours plus tard. Cette faible durée permet de conserver tous les régalis de la première journée en l'absence de turbulence de vent.

****Caractères des réactions relevés***

On note :

- l'évolution de l'enduit, l'existence de nouveaux frottis dans un rayon de quelques mètres se rapportant à un frottis isolé ou un groupe de frottis imprégnés,
- la présence ou l'absence de nouveaux coups d'andouillers,
- le nombre de nouveaux régalis par comparaison avec celui du début de l'expérience,
- l'intensité des nouveaux frottis, de la striation de nouveaux régalis,
- l'évolution des indices de présence de *Sus scrofa* et de *Cervus nippon*.

A l'aide des relevés, on évalue les paramètres suivants :

- Le taux de réponse(R/T). Il représente le rapport entre le total des réponses (R) et le nombre total des frottis imprégnés (T).
- Le nombre de signaux actifs pour le chevreuil (S). Il correspond au nombre total de frottis imprégnés diminué du nombre de frottis abandonnés (A) ainsi que du nombre de frottis non retrouvés.
- Le taux de signal estimé par les observateurs (R/S). Il exprime le nombre de réponses actives rapporté à la somme des signaux recontrôlés par le chevreuil.

L'application de goudron de pin sur les frottis des chevreuils et des sangliers.– L'expérience à été conduite pendant la période de rut du chevreuil dans deux secteurs du parc : le premier est une zone de passage des sangliers et le second correspond à une zone de forte fréquentation de ceux-ci. En juillet-août, les marquages territoriaux des chevreuils augmentent notablement dans tous les secteurs (SEMPERE, 1982).

Le goudron de pin se revèle être un produit puissamment attractif pour les sangliers. En le déposant autour des souilles sur les arbres frottés et boueux, on induit un comportement de recherche sur tous les supports y compris les frottis de chevreuil.

Trois semaines après, on relève les réactions des espèces de la même façon qu'au cours des expériences précédentes.

RÉSULTATS

Occupation de l'espace par les sangliers et les chevreuils

Examen de l'usage de la bande périphérique du Parc

L'analyse des 82 quadrats réalisés en période de fauxrut du chevreuil montre l'occupation de la périphérie que

TABLEAU III – Fréquence des structures végétales fréquentées en périphéne du Parc de Croissy partagé en 82 quadrats par le chevreuil, le cerf sika et le sangher (ROGER, 1984)

Frequency of vegetal structures, frequented by the Roe-deer, the Nippon Cervus and the Wild Boar at the outskirt of the Croissy's Park which is divided into 82 parcels (ROGER, 1984).

Espèce Nbre de quadrats (N)	Chevreuil frottis (N)	(n)	Sanglier (N)	Cerf sika frottis (N)	(n)	Total (N)
Fourrés	5	3	4	4	15	13
Gaulis	10	15	3	7	8	25
Perchis	8	13	7	3	1	24
Taillis âgé	2	3	8	3	2	11
Futaie	3	8	0	0	0	5
Couloir HT	1	3	1	1	1	4
Total quadrats	**29**		**24**	**18**		**82**

la structure physionomique de la végétation soit dense ou ouverte. Ils y réalisent un nombre important de frottis et combattent les chevreuils de l'extérieur au travers du grillage. Les sangliers ont tendance à se localiser dans les secteurs fourrés et calmes et parcourent la périphérie pour trouver des passages facilitant leur émigration. Deux quadrats seulement contiennent des indices de présence des 3 espèces. Un seul frottis de chevreuil est enduit de boue provenant d'un sanglier. Enfin, cette périphérie ne montre aucune trace de reposée des trois espèces.

Examen de l'occupation du Parc de Croissy (FIG. 2)

La totalité des indices de fréquentation (traces, observation directe d'animaux au cours des relevés) est répartie en 4 classes d'abondance relative (nul : 0 à 10 %, faible : 10 à 20 %,moyen : 20 à 50 %, fort : supérieur à 50 %). On réalise une représentation cartographique de la distribution et de la concentration d'une ou plusieurs espèces dans chaque zone du parc.

Globalement le chevreuil colonise tout le parc, mais il est cependant moins présent à l'est. Les traces des cerfs sont peu nombreuses puisqu'ils émigrent vers les boqueteaux jouxtant les zones cultivées. Les traces des sangliers sont surtout abondantes au nord et à l'est du parc.

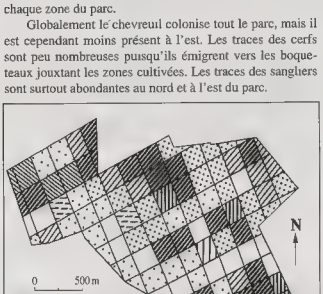


FIG. 2 – Indice de fréquentation du Parc de Croissy par le Chevreuil et le Sanglier (Ferrières, 1984).
Indice of frequentation in the Croissy's park by the Roe-Deer and the Wild Boar

I = Sanglier fort + chevreuil fort
II.1 = Chevreuil fort + sanglier moyen
II.2 = Sanglier fort + chevreuil moyen
III.1 = Sanglier fort + chevreuil fort
III 2 = Chevreuil fort + sanglier faible ou nul
IV 1 – Sanglier fort + chevreuil moyen, faible ou nul
IV 2 = Chevreuil fort + sanglier moyen, faible ou nul
IV.3 = Chevreuil et sanglier moyen, faible ou nu.
V. = Sanglier, chevreuil moyen, faible ou nul

Les zones de forte fréquentation des trois espèces (classes I, III) sont celles où ont lieu des apports artificiels réguliers, une partie de la zone couverte par les lignes électriques à haute-tension et quelques parcelles de taillis serrés pourvues de micro-clairières.

Les zones de forte présence du sanglier et d'absence ou de faible présence du chevreuil (classe III 2) sont surtout localisés au nord-est.

Inversement les zones où abondent les traces de chevreuils et où les traces de sangliers sont faibles (Classe IV1) sont localisées au sud dans la zone proche des axes fréquentés par les promeneurs.

L'analyse des indices de présence rapportée à la structure physionomique dominante de chaque quadrat montre que les sangliers occupent les milieux fourrés denses tandis que les chevreuils sont amenés à coloniser des zones plus ouvertes et les futaies.

Application de boues sur les frottis de chevreuil

Première expérience (TAB. IV)

Parcelles non fréquentées par les sangliers (15,4 ha).– 340 frottis ont été enduits de boue bleuie dans le secteur hors parc. Sur ce total, 173 ont été abandonnés (45,5 %). Les réactions agressives et la reconstitution des signaux observées sont variées (FIG. 3).

Les chevreuils dérangés se sont affrontés en présence des observateurs et ont échangé des raires pendant l'opération d'imprégnation. En quinze jours, ils ont lacéré ou entaillé l'écorce des arbustes recouverts de boue. Ils ont confectionné des frottis neufs soit au-dessus, soit sur la face opposée du frottis perturbé. Parfois un nouveau frottis est réalisé sur un arbuste de même diamètre et à moins d'un mètre de l'ancien. Enfin, on note au pied des frottis imprégnés soit des grattages profonds du sol (-10 cm) soit une multiplication de régalis territoriaux. Les nouveaux régalis autour des frottis isolés dans les parcelles sont distants de 7 m maximum. Les régalis récents souvent associés aux frottis ont été considérés comme une réaction à la modification de ceux-ci.

On obtient en cumulant toutes les réactions y compris les nouveaux régalis, un taux de réponse (R/T) de 84 %. Le pourcentage des frottis non retrouvés ne représente que 0,6 % de l'ensemble.

Dans les parcelles 256, 268, 269, où des chevreuils mâles sont en compétition, les uns réhabilitent leurs frottis tandis que les autres en confectionnent de nouveaux. Les réponses obtenues en limite de parcelle (256-XO) montrent un taux de signal (R/S) de 2,7 contre un taux de 1,04 au centre (256-L). Elles sont donc plus importantes et en accord avec les observations de Sempere (1982) sur l'expression de la compétition en lisière. Dans les secteurs où les combats ont été observés (256-XO et 268-X500), le nombre de réponses est égal au nombre des frottis perturbés.

TABLEAU IV.– Résultats des réactions de *C. capreolus* sur les frottis imprégnés en 1985
Results of reactions of C. capreolus *om impregated fraying stocks in 1985.*

	Zone fréquentée par l'homme peu de sangliers						Zone du Parc de Croissy peu d'hommes sanglier abondant, cerf sika					
Numéro de la parcelle	256	269	256	256	258	Total A	285	285	283	285	Total B	Total A+B
Secteur échantillon	XO	H	E	L	x500		H	A	E	F		
Nombre de frottis imprégnés : T	86	36	40	72	105	340	17	100	60	80	257	597
Nombre de frottis abandonnés : A	54	0	20	47	52	173	2	53	14	39	108	281
Nombre de frottis ravivés : N 1	11	9	18	15	44	97	6	34	21	17	78	175
Frottis de compensation : N2	24	5	2	2	21	54	14	26	25	25	90	144
Régalis neufs territoriaux : N3	50	21	16	9	40	136	1	3	6	—	10	146
Frottis non retrouvés : NR	1	1	0	0	0	2	0	6	0	3	9	11
Total réponses R = N1+N2+N3	85	35	36	26	105	287	21	63	52	42	178	465
Taux de réponse : R/T	99 %	97 %	90 %	36 %	100 %	84 %	24 %	63 %	87 %	53 %	69,3 %	76,7 %
Nombre signaux réactivés : S	31	35	20	25	53	164	15	41	46	38	140	304
Taux de signal R/S	2,7	1	1,8	1,04	1,98	1,7	1,4	1,5	1,1	1,1	1,3	1,5

***Parcelles fréquentées par les sangliers (15,5 ha).*– 257 frottis ont été enduits de boue bleuie odorante. 108 ont été abandonnés (42 %). La présence de laies suitées installées dans les « nids de mise-bas » et les passages indiquent une forte présence de *Sus scrofa*. Les réactions de *Capreolus capreolus* sont plus discrètes que dans le secteur extérieur. En particulier, les régalis sont peu nombreux et sont disjoints des frottis. On note que les chevreuils ont réagi avec un taux de signal(R/S) de 1,3. Comme dans le secteur hors parc, les réponses sont plus importantes aux limites des parcelles. La compétition intraspécifique se manifeste particulièrement au bord des chemins larges de 15 m. Enfin les sangliers n'ont pas réagi contre les arbustes couverts de boue pourtant attractive dans les souilles.

Deuxième expérience (TAB. V)

***Parcelles non fréuentées par les sangliers (17 ha)* – On a appliqué sur certains frottis une boue bleuie portant l'odeur de sanglier, sur d'autres une boue d'argile ocre imprégnée par les sangliers ou une boue d'argile verte extraite du sous-sol comme témoin. 159 frottis ont été enduits. Le taux global d'abandon est de 40,3 %. La réaction agressive des chevreuils est encore notable mais moins marquée que l'année précédente (R/S = 1,3). Il faut préciser que la chasse a doublé son prélèvement sur cette zone au détriment des chevreuils mâles et donc le niveau de compétition intraspécifique a du baisser.

Les réactions enregistrées ne diffèrent pas significativement selon la couleur et/ou l'odeur (test « t » ; < 1 %) Les taux de réponse indiquent que les mâles remettent les signaux en état quel que soit le produit.

***Parcelles fréquentées par les sangliers (19,7 ha).*– Selon le protocole évoqué précédemment, 220 frottis ont été enduits dans des zones fréquentées par 6 chevreuils mâles. Les réactions sont comparables à celles de l'année précédente : les frottis sont tous disjoints des régalis. Toutefois les réactions d'agressivité sont plus faibles. Les réponses sont indépendantes de la boue utilisée. En ne considérant que les frottis imprégnés de boue bleue afin de

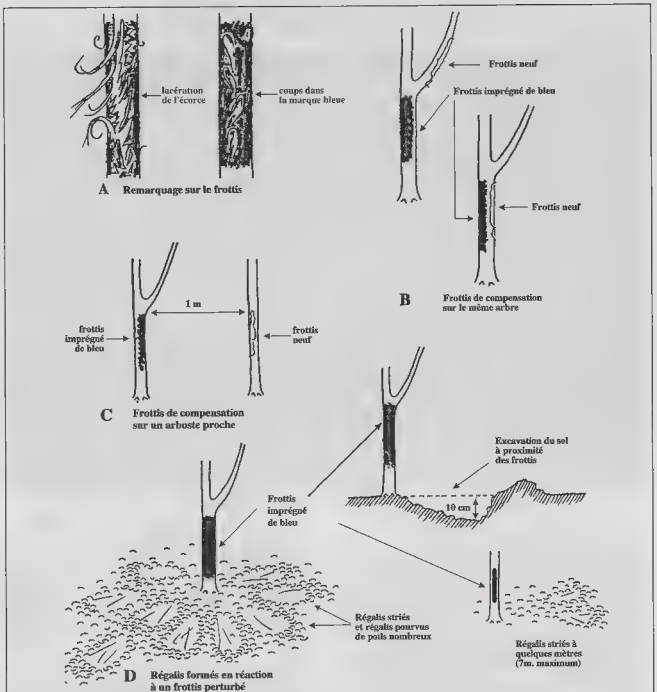


FIG. 3.– Types de réponses de *C. capreolus* à l'application de boues bleues extraites de souilles de sanglier (Ferrières, 1985).
Types of reponses of the C. Capreolus *to the application of the blue muds which have been extracted from Wild Boar's wallows (Ferrières, 1985).*

confronter ces résultats à ceux de la première expérience, on enregistre un taux de signal (R/S) de 1,06 dans le parc contre 1,3 à l'extérieur.

Les réactions agressives sont un peu plus importantes sur les frottis imprégnés d'argile verte du fait de leur localisation en lisière.

On peut donc en conclure que les chevreuils manifestent leur agressivité face à la perturbation des signaux indépendamment de la nature colorée et/ou odorante des boues.

TABLEAU V.– Résultats des réactions de *C. capreolus* à l'imprégnation des frottis par trois boues différentes dans une zone non fréquentée par les sangliers et une zone où les sangliers sont abondants 1986.

Results of reactions of C capreolus *to the impregnation on fraying stocks by three differents muds in a area without Wild boars and a area with Wild boars 1986.*

	Zone du Parc de Croissy protégée, sangliers abondants parcelles 282-283				Zone fréquentée par l'homme sanglier peu abondant parcelles 267-269				
Couleur boue Odeur	**NH4 Bleue Sanglier**	**Argile Ocre Sanglier**	**Argile Verte Neutre**	**Total A**	**NH4 Bleue Sanglier**	**Argile Ocre Neutre**	**Argile Verte**	**Total B**	**Total A+B**
Nombre frottis imprégnés . T	87	51	82	220	57	50	53	159	379
Nombre de frottis Abandonnés A	41	13	28	82	20	22	22	64	146
Nombre frottis ravivés : N1	32	4	29	75	18	9	24	61	136
Frottis de compensation : N2	11	18	22	51	13	1	3	25	76
Régalis neuf territoriaux : N3	6	2	10	18	15	5	15	35	53
Frottis non retrouvés NR	0	6	0	6	1	1	2	4	10
Total réponses R = N1+N2+N3	49	34	61	144	46	35	42	121	265
Taux de réponse : R/T	56,3 %	66,6 %	74,4 %	65,4 %	80,7 %	70 %	79,2 %	76,1 %	69,9 %
Nombre signaux réactivés : S	46	58	54	132	36	27	29	91	223
Taux de signal R/S	1,06	0,6	1,13	1,09	1,28	1,29	1,45	1,33	1,18

Numéro de parcelle	**236**	**234**	**211**	**TOTAL**
Nombre frottis imprégnés T	67	80	46	193
Nombre frottis abandonnés A	33	28	19	80
Nombre frottis ravivés N = 1	14	36	24	74
Frottis de compensation · N2	26	33	4	63
Régalis neufs territoriaux : N 3	46	33	17	96
Frottis non retrouvés : NR1	1	4	1	6
Total réponses R = N1+N2+N3	86	102	45	233
Taux de réponse : R/T	1,3	1,27	0,98	1,2
Nombre signaux réactivés : S	33	48	26	107
Taux de signal R/S	2,6	2,12	1,73	2,17
Frottis ravivés par sanglier	4	7	4	15

Troisième expérience (TAB. VI).– On a employé exclusivement des boues bleues odorantes extraites de souilles dans un secteur du parc de Croissy où les sangliers séjournent à proximité de nombreux points d'eau. On a imprégné 193 frottis répartis dans des parcelles totalisant 24,5 ha.

Deux brocards adultes et un subadulte y ont été observés au cours de la saison vernale.

Les réactions des chevreuils sont très vives et probablement liées à la compétition entre les mâles de statut différent. Dans la parcelle parcourue par le subadulte, les frottis réhabilités et les frottis neufs sont tous disjoints des régalis (forte dispersion dans la parcelle 211). C'est la zone la plus dérangée par les sangliers. Le taux global de signal R/S atteint 2,17. Les réactions sont toutes beaucoup plus importantes aux limites des parcelles qu'au centre.

TABLEAU VI – Résultats des réactions de *C. capreolus* à l'imprégnation des frottis avec des boues ammoniaquées (bleues). Nord-est du Parc de Croissy. Mai juin 1987.

Results of reactions of C capreolus *to the impregnation with ammoniated muds (blues). North-East of the Croissy's Park. Mai-june 1987.*

Enfin, on note que les sangliers se sont frottés sur les arbustes imprégnés de boue bleuie seulement sur les coulées afférentes aux mares et plus particulièrement à leur proximité. Donc les boues bleues n'attirent les sangliers que lorsqu'elles se trouvent dans les souilles.

Application du goudron de pin sur les frottis des chevreuil et des sangliers (Tab. VII). – Dans le premier secteur (parcelle 283), les chevreuils ont montré une réaction d'agressivité importante face à la perte de leurs frottis. Ils ont porté de nombreux coups d'andouillers et ont confectionné à proximité des frottis nouveaux. On observe cependant un taux d'abandon élevé lié à une réaction des sangliers qui ont frotté et entaillé de nombreux frottis de chevreuil.

Dans le deuxième secteur (parcelles 261 et 263), les sangliers ont augmenté notablement le nombre des frottoirs montrant ainsi une plus forte tendance à occuper la zone.

On note une interférence entre les signaux des sangliers et des chevreuils sur 4 arbustes. Les marques des sangliers se superposent à celles des chevreuils. Dans ce cas, les chevreuils n'ont pas réalisé de régalis territoriaux nouveaux à proximité. L'abandon de leurs frottis semble un effet de l'antagonigme des sangliers vis-a-vis des chevreuils.

Tableau VII.– Imprégnation des frottis de chevreuils et de sanglers avec du goudron de pin (forêt de Ferrières, 1992).

Impregnation of the fraying stocks of the Roe-Deer and the Wild Boar with pine-tar (Ferrières forest, 1992).

Numéro de parcelle	283		261, 263	
Traces	Chevreuil	Sanglier	Chevreuil	
Sanglier				
Nombre de frottis ou frottoirs imprégnés (T)	136	14	7	43
Nombre de frottis ou frottoirs abandonnés	100	7	4	4
Nombre de frottis portant des coups (I)	18	6	1	38
Nombre de frottis ou de frottoirs nouveaux (2)	8	3	0	13
Nombre de frottis non retrouvés	10	1	2	1
Régalis territoriaux nouveaux (3)	3	–	0	–
Nombre total de réactions R = 1+2+3	29	9	1	51
Taux de réaction R/T (en %)	21 %	62 %	14 %	118 %

DISCUSSION-CONCLUSION

Les résultats obtenus par les indices de présence montrent qu'il y a progressivement une exclusion spatiale du chevreuil par le sanglier et quelques rares zones fréquentées en commun. Les concentrations de sangliers sont localisées dans les zones fourrées les plus calmes. Les chevreuils sont relégués dans les zones périphériques à la probabilité des passages humains est plus élevée.

Les groupes de sangliers dérangent les chevreuils situés sur leur parcours. Ces rencontres provoquent l'émission de raires et systématiquement le retrait des chevreuils (Marion, 1982). Au moment des mise-bas de mars à mai et en septembre, les laies confectionnent leurs « nids » de mise-bas dans les fourrés abrités que fréquentent habituellement les chevreuils. Elles les repoussent comme elles le font habituellement à l'encontre de leurs congénères (Marion, 1982).

Dans le site étudié, autour des zones d'affourragement, on observe des indices élevés de présence des Ongulés. Cependant l'observation directe nontre bien que les sangliers y accèdent en compagnies et repoussent les chevreuils ainsi que les biches sika. Ces derniers ne viennent qu'après le départ des compagnies ou bien maintiennent une distance limite leur permettant de fuir à tout instant.

En fin de printemps et en été, les sangliers occupent régulièrement les points d'eau pour s'y abreuver et s'y souiller. Ils marquent les troncs des arbres alentour en y frottant leurs défenses et leurs flancs boueux. Selon Estes (1982), les sangliers déposeraient sur ces arbres en même temps qu'ils les tailladent une secrétion odorante produite par les glandes faciales. Dans ces zones, s'ils cohabitent avec des chevreuils, ils souillent aussi les frottis de ces derniers situés le long de leurs coulées.

Dans toutes les expériences, le dépôt des boues imprégnées par *S. scrofa* sur les frottis déclenche des réactions agressives chez les chevreuils mâles. Elles se produisent naturellement lorsque les compagnies stationnent assez longtemps dans un territoire et que les chevreuils subissent les passages fréquents de celles-ci.

On observe dans le site étudié en raison des densités très élevées, un phénomène d'antagonisme passif de *Sus scrofa* à gard de *Capreolus capreolus*.

Selon Maizeret & Ballon (1990) l'abondance des frottis dépend de celles des chevreuils, selon Diot (1988) des interactions agressives entre mâles et selon Sempere (1982) des fluctuations saisonnières de la testostéronémie.

Dans nos expériences, la compétition interspecifique entre chevreuil et sanglier a un effet stimulant sur la compétition intra-spécifique entre chevreuils.

L'application des boues pendant la phase de territorialisation montre que les chevreuils réagissent dans un état de surexcitation à la perturbation et tentent de reconstituer le stock initial de signaux en produisant soit de nouveaux frottis plus ou moins associés aux régalis ou un nombre important de régalis striés

Dans les zones de passage des sangliers, les régalis sont dissociés des frottis alors qu'ils sont habituellement fortement associés à la période considérée (Kurt, 1968). Les résultats montrent par ailleurs que les sangliers ne réagissent pas aux imprégnations de boue sur les frottis.

En période de rut du chevreuil, on observe une multiplication des frottis et une réduction en fin de période du nombre des régalis (SEMPERE, 1982). Avec l'usage du goudron de pin, les sangliers utilisent vigoureusement leurs frottoirs et les frottis des chevreuils. Ils entaillent les écorces. La perturbation occasionnée aux chevreuils engendre des réactions d'agressivité intraspécifique et de nouvelles confections de frottis, en particulier sur les lisières. Cependant les zones internes sont abandonnées.

De nombreuses expériences supplémentaires permettraient de préciser davantage les rapports interspécifiques chevreuil/sanglier. On pourrait par exemple reproduire les expériences précédentes avec des niveaux de densité variable pour chaque espèce.

Les essais menés dans le parc de Croissy constituent un début d'expérimentation sur les signaux de deux espèces au sein de leurs domaines vitaux. Ils permettent ainsi de mesurer le degré de co-existence spatiale entre espèces. Ces études pourraient être complétées par des observations à proximité de zones alimentaires communes d'animaux munis de colliers émetteurs.

BIBLIOGRAPHIE

BARBAULT R , 1981.– *Ecologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris.

BARBAULT R., 1992.– *Ecologie des peuplements, structure, dynamique et évolution*. Masson, Paris.

BATCHELER, C L ,1960.– A study of the relation between Roe, red and fallow Deer with special reference to Drummond Hill forest, Scotland. *J. Anim. Ecol.* : 375-384.

BAVOUX, A., 1981.– Contribution à l'étude des arbres frottés par les sangliers. *Annales de la société des sciences naturelles de la Charente-Maritime*, 5 : 859-870.

BIRCH L.C., 1957.– The meanings of competition. *Am. Nat.*, 91 : 5-18.

BOUISSOU M F. *et al* , 1971 – Intercommunication chez les Ongulés. *Journ Psychol. Norm. Pathol.*, 68 : 415-431.

CHAIGNEAU, A , 1968.– *Les habitudes du gibier*. Payot, Paris : 234 p.

DAJOZ, R., 1974 – Dynamique des populations. Masson, Paris : 295 p

DIOT, A., 1988.– *Etude des relations sociales chez le Chevreuil* (Capreolus capreolus) *pendant la période de territorialité*. Thèse 3ème cycle, univ. Paris XIII : 129 p.

DOMINIC, C.J , 1978 – Mammalian reproductive pheronones. *Journ Anim Morphol. Physiol., silver jubilee* : 101-227.

ESTES R.D., CUMMING H.M., HEARN G.W., 1982.– New facial glands in domestic pig and wart-hog. *Journ. of Mammalogy*, 63 : 618-624.

FERTE, H. 1987.– *Les nématodes parasites du tube digestif du Chevreuil* (Capreolus capreolus) *à propos d'une enquête réalisée dans le nord-est de la France*. Thèse 3ème cycle, univ. Tours : 165 p

FONFREDE, D., 1976.– *Bases écologiques de la conduite des populations de cerfs et de chevreuils en forêt. Impact des activités humaines*. Mémoire de maîtrise du milieu, O N.C

JANEAU, G & SPITZ F., 1984 - L'espace chez le sanglier (*Sus scrofa* L.), occupation et mode d'utilisation. *Gibier faune sauvage*, 1 : 73-79.

MAIZERET, C. & BALLON P., 1990.– Analyse du déterminisme des dégâts de Cervidés (*Cervus elaphus, Capreolus capreolus*) sur le pin maritime dans les landes de Gascogne. *Gibier faune sauvage*, 7 : 275-291.

MARION, F., 1982.– *Le sanglier* Gerfaut club, Paris : 177 p

MAUGET, R., 1980.– *Régulations écologiques, comportementales et physiologiques (fonction de reproduction) de l'adaptation du Sanglier* (Sus scrofa *L.*) *au milieu*. Thèse de Doctorat es Sciences, Univ. Tours.

PELLERIN, J C., 1989 – *Dynamique des populations de Chevreuil* (Capreolus capreolus *L.*) *soumises à l'influence de l'homme et à des perturbations multiples*. Thèse Doctorat es Sciences, Univ. Paris V : 285 p

PRIOR, R , 1968.– *The Roe-deer of Cranborne Chase. An ecological survey* Oxford University Press. Ely house, London : 222 p.

RAESFELD, Von F., 1977.– *Das Rehwild*. Paul Parey, Hanbourg et Berlin : 392 p

RESCHE-RIGON, 1987.– *Quelques aspects de la compétition entre Ongulés sauvages et domestiques (étude de la relation entre chamois et moutons dans une vallée du Mercantour)*. Thèse d'écologie appliquée, Univ. Grenoble.

ROGER, M., 1984.– *Contribution à l'étude des interactions entre les chevreuils, les cerfs sika et les sangliers du Parc de Croissy* D E A. univ Paris V : 27 p.

SEMPERE, A., 1982.– *Fonctions de reproduction et caractères sexuels secondaires chez le chevreuil* (Capreolus capreolus *L.*) *: variations saisonnières et incidence sur le budget temps espace*. Thèse Doctorat es sciences, Tours : 291 p

SCHOENER, T.W., 1983.– Field experiments of interspecific competition. *Am. Nat.*, 122 : 240-285

SCHRODER, J & WOTSCH KOWSKY U., 1983.– Oologische Nische und Konkurrenz. *Mitterlungen aus dem Wildforshung*, 34 : 1-4

Bull. Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 191-202

VARIATIONS CLIMATIQUES AU SAHARA ET EN AFRIQUE SÈCHE DEPUIS LE PLIOCÈNE : ENSEIGNEMENTS DE LA FLORE ET DE LA VÉGÉTATION ACTUELLES*

Pierre QUEZEL et Marcel BARBERO

URA CNRS 1152, Université Aix-Marseille III, Saint-Jérôme, Botanique et Ecologie Méditerranéenne, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 20

SUMMARY
(original scientific paper)

CLIMATIC CHANGES IN THE SAHARA AND DRY AFRICA SINCE PLIOCENE : INFORMATIONS FROM PRESENT FLORA AND VEGETATION.
The Sahara has experienced, at least since the Pliocene, drastic climatic changes witnessed by both geomorphological and biological data. Its present flora and vegetation mainly reflect these changes which induced the alternance of hyper-arid phases and relatively humid phases, in relation with the modifications of the main atmospheric streams. In consequence, the present Saharan flora and vegetation reflect the biogeographic heterogeneity of this desert where mediterranean, sahara-arabic and tropical taxa coexist, according to the present ecological and geographical situations. The distribution and the setting of these taxa are not random but reflect the climatic history of this large desert. The desertification process due to the action of man and his cattle must be taken into consideration, at least since the Holocene. The present extremely unstable climatic and biological equilibra, in the Sahara and on its boundaries, make of this region an outstanding observatory for the study of possible global climatic changes on the surface of our planet.

KEY WORDS : Flora - Vegetation - Climatic changes - Plio-Quaternary - Sahara - Dry Africa - Desertisation - Desertification.

RÉSUMÉ
(travail original)

Le Sahara a connu, depuis le Pliocène au moins, des variations climatiques drastiques attestées à la fois par les données géomorphologiques et biologiques. Sa flore et sa végétation actuelles sont en grande partie le reflet de ces transformations qui ont fait alterner des phases d'hyper-aridité et des phases relativement humides, liées aux modifications des grands courants atmosphériques. En conséquence, la flore et la végétation reflètent aujourd'hui l'hétérogénéité biogéographique du Sahara, où cohabitent en fonction des situations écologiques et géographiques actuelles, des taxa méditerranéens, sahara-arabes et tropicaux. Leur répartition et leur mise en place n'est pas aléatoire et reflète l'histoire climatique de ce grand désert. Les processus de désertification liés à l'action de l'homme et de ses troupeaux sont également à prendre en compte au moins depuis l'Holocène. Les équilibres climatiques et biologiques extrêmement fragiles actuellement en place au Sahara et sur ses limites font de cette région un observatoire privilégié pour étudier d'éventuelles modifications climatiques générales à la surface de la planète.

MOTS CLÉS : Flore - Végétation - Variations climatiques - Plio Quaternaire - Sahara - Afrique sèche - Desertisation - Désertification.

Alors que, depuis quelques décennies, l'attention des écologistes et des climatologues est attirée sur les risques éventuels liés à des processus majeurs de changements à la fois du climat et des composantes biologiques des écosystèmes, il n'est pas sans intérêt de chercher à préciser dans la mesure du possible les transformations observables dans les zones arides et désertiques africaines. En effet, comme cela est maintenant bien connu, les portions de territoire comprises sensiblement entre les dixième et trentième parallèles nord ont présenté en Afrique de profondes modifications climatiques qui, depuis au moins le Pliocène moyen, ont montré la succession de phases hyperarides et de phases relativement humides, avec toutes les conséquences que ces phénomènes ont pu entraîner aussi bien sur le modelé des surfaces que sur le peuplement végétal, animal et humain. Nulle part au monde ces phénomènes n'ont probablement montré pareilles exacerbations, mais aussi entraîné pareilles transformations biotiques, qui ont permis à plusieurs reprises, au cours des 2 à 3 derniers millions d'années, l'invasion soit de lignées septentrionales

* Manuscrit reçu le 25 février 1993 ; version révisée et acceptée pour publication le 4 octobre 1993.

liées au déplacement vers le Sud du front polaire, soit des lignées africaines liées à l'avancée vers le Nord du front inter-tropical, soit l'apparition de phases d'hyperaridité en cas d'affaiblissement persistant de ce front. Ces variations climatiques majeures étaient de toute évidence liées aux phases de refroidissement survenues depuis le Pliocène, suivant des modèles encore incomplètement éclaircis, mais dont un des plus séduisant a été fourni par LEROUX (1983).

Ces phénomènes sont à l'origine d'une extrême hétérogénéité du peuplement végétal de l'ensemble de ces régions, comme celà a été démontré depuis déjà de nombreuses années (MONOD, 1957 ; QUEZEL, 1965). Actuellement, une analyse biogéographique précise permet de proposer un certain nombre de corrélations entre les données paléoclimatiques et la mise en place de tel ou tel groupe de taxa. De plus, les scénarios climatiques établis pour les derniers 40 000 années sont maintenant relativement précis et soulignent l'intensité et la rapidité de transformations pour lesquelles la prise en compte des activités humaines ne peut être écartée. La connaissance de ces processus paraît constituer une approche obligée à l'interprétation et à la compréhension des perturbations climatiques, effectives ou éventuelles, survenant en région nord-tropicale africaine, Sahara compris.

LES DONNÉES BIOGÉOGRAPHIQUES

Les bilans récents réalisés au Sahara montrent que les espèces végétales spontanées actuellement présentes dans ce désert sont relativement nombreuses. L'un de nous (QUEZEL, 1978) les a estimées à 1620 environ, alors que plus récemment, LE HOUEROU (1990) pour le Sahara dans son ensemble, avance le chiffre de 2800. Mais plus que le nombre, c'est l'hétérogénéité des origines biogéographiques qui représente le caractère le plus significatif de la flore saharienne puisque, (QUEZEL, 1978) le spectre biogéographique global donne les valeurs suivantes :

Endémiques	11,6 %	Saharo-Arabes	22,2 %
Irano-Touraniens	4,5 %	Méditerranéens	21,2 %
Eurasiatiques	1,2 %	Tropicaux	32,3 %
Autres	7,7 %		

Compte tenu du fait que les endémiques sont essentiellement de souche méditerranéenne et saharo-arabe et de la signification écologique des taxa eurasiatiques et irano-touraniens, l'on peut dire que trois blocs sensiblement de même valeur constituent la flore saharienne : un bloc saharo-arabe, un bloc méditerranéen et un bloc tropical, un peu plus important. Il convient de rappeler toutefois que la flore saharo-arabe participe au grand complexe mésogéen et reste finalement proche par ses souches génétiques de l'ensemble méditerranéen.

Au niveau des éléments physionomiques majeurs et des phanérophytes plus particulièrement, le spectre biogéographique est profondément différent. En effet, les arbres sahariens sont dans leur très grande majorité de souche tropicale. C'est le cas en particulier pour les Mimosacées (*Acacia*), les Capparidacées (*Capparis*, *Moerua*, *Cadaba*,

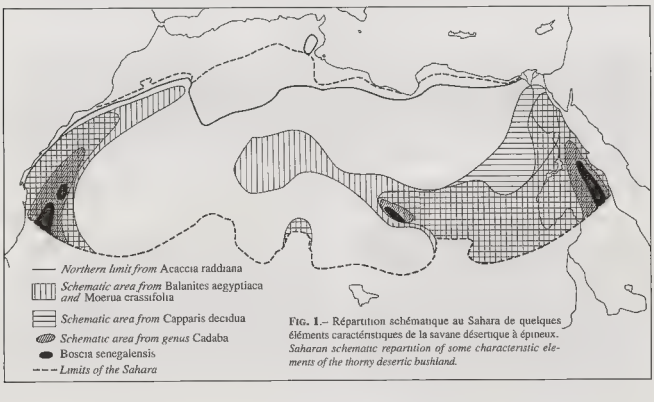


FIG. 1.– Répartition schématique au Sahara de quelques éléments caractéristiques de la savane désertique à épineux.
Saharan schematic repartition of some characteristic elements of the thorny desertic bushland.

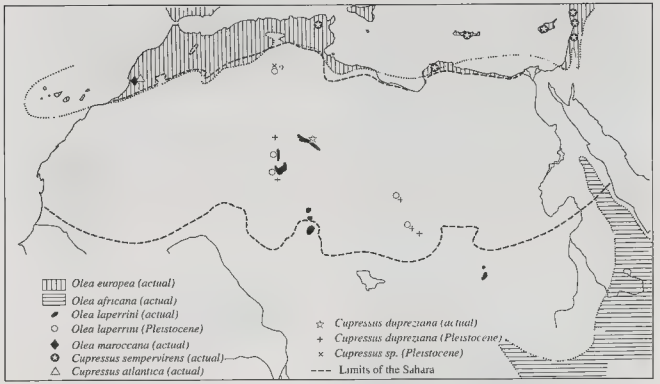


FIG. 2.– Répartition actuelle et passée au Sahara et sur ses limites des représentants des genres *Olea* et *Cupressus*.
Present and pleistocene repartition of the genus Olea *and* Cupressus *in the Sahara and adjacent regions.*

Boscia) mais aussi *Balanites*, *Salvadora*, *Ziziphus* spp., *Ficus* spp., *Grewia* spp. etc., qui restent toutefois à peu près exclusivement liés sur la quasi totalité du Sahara aux paysages de savane désertique à épineux (FIG. 1). Inversement, les arbres d'origine méditerranéenne sont rares et souvent très localisés, surtout au Sahara septentrional, et ne jouent qu'un rôle physionomique limité du moins actuellement. Citons *Pistacia atlantica*, *Rhus tripartitum*, *Nerium oleander* qui atteignent le Sahara central, avec encore, mais très épisodiquement, *Olea europea*, *Argania spinosa*, *Osyris alba*. Enfin, les phanérophytes de souche saharo-arabe ne sont représentés que par le genre *Tamarix* avec plusieurs espèces liées aux milieux halo-hygrophiles, et quelques *Calligonum* psammophiles.

Pour les endémiques, si *Cupressus dupreziana* appartient indiscutablement à un phylum méditerranéen, *Olea laperrini* (FIG. 2) est en revanche mieux à sa place dans le groupe des espèces africaines que dans celui des méditerranéennes (QUEZEL, 1978 ; MALEY, 1980).

Pour ce qui est des espèces herbacées (chaméphytes et nano-phanérophytes compris), sans entrer dans une analyse fastidieuse, signalons seulement que c'est la situation géographique qui, globalement, module les pourcentages respectifs (TAB. I). Les éléments méditerranéens exceptionnellement dominants, accusent toutefois des pourcen-

TABLEAU I – Spectre biogéographique de quelques groupements végétaux caractéristiques du Sahara (QUEZEL, 1965). N : nombre total d'espèces ; M : espèces méditerranéennes (au sens large) ; S.A. : espèces Saharo-Arabes ; T : espèces tropicales (au sens large) ; A : autres.

Biogeographical percentages for some saharan caracteristic plants grouping : N : number of taxa ; M : Mediterranean taxa (sensu lato) ; S.A. : Saharo-Arabic taxa ; T : Tropical taxa (sensu lato) *; A : others* (QUEZEL, *1965*).

	N	M.S.	S.A.	T	A
Sahara Septentrional (M'Zab)					
Steppe à *Moricandia spinosa*	67	44	54	–	2
Steppe à *Anthyllis sericea*	41	19	78	–	3
Sahara Nord-Occidental (Saoura)					
Savane désertique à *Acacia-Panicum*	57	18	79	2	1
Steppe à *Fredolia aretioides*	29	29	52	5	14
Savane désertique au Hoggar					
à *Acacia* et *Cassia*	62	12	74	13	1
à *Acacia* et *Tephrosia*	52	2	55	40	3
Sahara Central					
Forêt galerie à *Tamarix articulata*	9	6	73	13	8
Steppe à *Artemisia sahariensis*	48	13	74	11	2
Pelouse à *Aristida coerulescens*	43	7	80	12	1
Montagnes Sahariennes					
Matorral à *Olea laperrini*	45	50	28	2	20
Steppe à *Artemisia inculta*	17	41	44	3	12
Sahara méridional					
Savane à *Acacia seyal*	69	13	19	53	15
Savane à *Hyphaene* et *Salvadora*	22	8	30	62	–
Pelouse à *Aristida funiculata*	59	2	34	62	2

tages appréciables au Sahara septentrional et nord-occidental, ainsi que sur les montagnes du Sahara central ; les éléments saharo-arabes dominent à peu près partout, sauf sur les hautes montagnes sahariennes et surtout dans le Sahara méridional où ils cèdent alors la place aux lignées tropicales.

Pour ce qui est des espèces endémiques dont la signification phytogéographique mérite d'être signalée, rappelons (QUEZEL, 1965, 1978) que 200 espèces environ peuvent être considérées comme endémiques du Sahara ainsi qu'environ autant de micromorphes. Soulignons tout de suite le fait que la moitié environ d'entre elles accuse une origine méditerranéenne. Elles sont présentes essentiellement sur les marges nord du Sahara ainsi toutefois qu'au Sahara atlantique et sur les hautes montagnes sahariennes ; elles appartiennent essentiellement aux genres *Lotus, Astragalus, Atractylis, Anethum, Ormenis, Hypericum, Scabiosa, Helianthemum,* etc. Les endémiques de souche saharo-arabe sont peu nombreuses (une quinzaine au maximum) et se rapportent en général à des genres polymorphes dont beaucoup sont également présents en région méditerranéenne : *Zygophyllum, Fagonia, Calligonum. Limoniastrum. Echiochilon.*

Les endémiques de souche tropicale ne sont pas plus nombreuses et un certain nombre d'entre elles se sont en fait révélées répondre à des taxa déjà décrits (LEBRUN, 1981). Les éléments typiquement sahéliens n'ont pratiquement donné naissance à aucun endémisme si ce n'est dans les genres *Crotalaria* et *Sporobolus.* La vieille flore xérophile africaine (rand flora) n'a guère mieux réagi, avec toutefois divers endémiques au sein des genres *Mesembryanthemum, Pentzia, Wahlenbergia, Caralluma, Tripogon.* En fait, c'est parmi les vestiges de la flore des hautes montagnes africaines que l'endémisme est plus développé, en particulier sur les sommets du Tibesti (QUEZEL, 1958), où subsiste en outre un lot significatif d'espèces résiduelles dont la plus remarquable est sans doute *Erica arborea* (BRUNEAU de MIRE & QUEZEL, 1959) (FIG. 3)

L'ensemble de ces données permet de penser que même si les pourcentages présentés au Sahara par les éléments méditerranéens, saharo-arabes et tropicaux sont sensiblement équivalents, leur signification historique est très différente. Les éléments méditerranéens y ont joué certainement un rôle déterminant depuis des dates reculées, au moins mio-pliocènes, puisque un endémisme relativement élevé a eu le temps de s'individualiser à partir de cet élément au niveau spécifique, voire générique (QUEZEL, 1965) : *Battandiera, Lifago, Foleyola, Ammosperma, Perralderia, Rhanterium, Tourneuxia, Quezelia,* etc. En fait, la majeure partie de ces genres appartient à l'élément de liaison saharo-méditerranéen, adapté à des conditions extrêmes de vie, ce qui souligne les affinités existant entre flore méditerranéenne et flore saharo-arabe qui s'inscrivent toutes deux dans un sous-empire méso

FIG. 3.– Répartition actuelle et pléistocène de *Erica arborea*
Present and pleistocene repartition of Erica arborea.

géen (QUEZEL, 1978). La rareté relative des endémiques au sein de l'élément saharo-arabe traduit essentiellement l'hostilité des conditions écologiques, ce qui a conduit les espèces les mieux adaptées à occuper de très larges aires de répartition au Sahara, et à localiser les endémiques sur des milieux très spéciaux : hammadas, dunes vives, zones halo-gypsophiles surtout, et à peu près exclusivement dans les portions du Sahara où les conditions écologiques sont restées les plus favorables au maintien de la vie végétale : Sahara septentrional et nord-occidental essentiellement, et ce depuis l'apparition de conditions désertiques.

Les éléments tropicaux, enfin, ont probablement connu plusieurs périodes d'extension au Sahara. Une extension subactuelle, liée sans doute à la dernière phase humide saharienne, a permis la migration de taxa sahéliens nombreux, actuellement localisés surtout dans les structures de végétation de type savane désertique à épineux. Une ou plusieurs phases plus anciennes sont reconnaissables par les vestiges laissés sur les montagnes sahariennes (*cf. infra*), mais aussi en dehors de l'aire climatique saharienne actuelle, notamment dans le sud-ouest marocain dans les formations inframéditerranéennes actuellement dominées par *Acacia gummifera, Argania spinosa* et les *Euphorbia* cactoïdes avec *Commelina rupicola, Leptochloa ginae, Kalanchoe faustii, Pentzia hesperidum,* etc. (MATHEZ, 1977).

Reste enfin le cas de quelques éléments plutôt liés aux forêts tropicales humides, très rares et très isolés au Sahara, présents surtout au Hoggar et au Tibesti, pour lesquels une immigration récente par ornithochorie n'est pas à exclure (*Ficus ingens*, *Ficus gnaphalocarpa* en part.), compte tenu de leur localisation écologique actuelle dans les zones les plus mésophiles fréquentées par les oiseaux. En effet, les modalités de ces migrations, si elles paraissent le plus souvent être liées à des modifications climatiques, n'excluent cependant pas le transport de diaspores à plus ou moins longue distance par le vent ou les animaux. Ce processus a dû être tout spécialement important pour le peuplement des hautes montagnes depuis leur surrection, mais également beaucoup plus près de nous pour celui des zones humides, mares du Borkou, fumerolles du Toussidé par exemple (QUEZEL, 1965). WICKENS (1976) privilégie très largement les disséminations à longue distance pour expliquer le peuplement du J. Marra au Soudan. Toutefois la prise en compte à la fois des migrations de flore liées à des variations du climat et du transport de diaspores, paraît nécessaire pour rendre compte du peuplement actuel des hautes montagnes africaines Sahara compris (WHITE, 1983), comme celui des îles macaronésiennes.

LES DONNÉES HISTORIQUES

La majorité des auteurs est d'accord pour situer au début du Pliocène l'apparition de signes floristiques et géomorphologiques liés à la mise en place d'un climat, ou du moins d'épisodes désertiques (BUTZER & HANSEN, 1968 ; COPPENS & KOENIGUER, 1976 ; SERVANT, 1973 ; MALEY, 1981).

Ce phénomène a été mis en relation avec un refroidissement de l'hémisphère nord se traduisant en particulier par un refroidissement des eaux de la Méditerranée (DE LUMLEY, 1976 ; PETIT-MAIRE *et al.*, 1991). La désertisation du Sahara actuel, entrecoupée cependant de périodes plus humides (pluviaux), apparaît comme un phénomène climatique majeur durant le Pliocène et le Quaternaire, sous la dépendance des modifications des grands flux atmosphériques et avant tout de l'extension de la zone des anticyclones subtropicaux (MALEY, 1977). Il est actuellement difficile de proposer une chronologie climatique saharienne précise pour l'ensemble du Quaternaire, voire du Pliocène supérieur. Toutefois, les documents palynologiques accessibles notamment au Hoggar (ROGNON, 1967), en Egypte à l'oasis de Kourkour (VAN CAMPO, GUINET & COHEN, 1968), et ailleurs (RITCHIE, 1987) montrent des flores tardi-pliocènes finalement assez proches des flores actuelles, où dominent localement des éléments steppiques (*Artemisia*, Chenopodiacées, etc.), méditerranéens (Pinacées, Oleacées, Cupressacées, etc.), et plus rarement tropicaux (*Acacia raddiana*, *Hyphaene*, Capparidacées, etc.). Il n'est pas sans intérêt d'indiquer que BALLOUCHE (1991) apporte des résultats très comparables dans le Pliocène supérieur de la région de Tarfaya, sur le littoral marocain, avec ici encore des spectres à dominance de Chenopodiacées, Graminées, Tubuliflores et Armoises, à côté de *Pinus*, *Quercus*, *Cedrus*, probablement disséminés à distance depuis les Atlas, et de très rares éléments de souche tropicale (*Argania*, *Grewia*) ; le genre *Euphorbia* est également présent. Pour aussi fragmentaires qu'ils soient, ces résultats montrent toutefois que la coexistence de pollens de type saharien, méditerranéen et tropical dans les mêmes localités, compte tenu des phénomènes de dissémination éolienne, était possible à la fin du Pliocène au Sahara atlantique, au Hoggar et au Sahara égyptien.

Pour l'instant, les données relatives au Quaternaire saharien sont malheureusement quasi inexistantes jusqu'à des périodes récentes, en raison de l'absence de sites favorables à la conservation des pollens. En attendant de nouvelles découvertes, il faut signaler l'existence de traces géomorphologiques et alluvionnaires attestant l'existence durant le Quaternaire, et au moins sur certaines portions du Sahara (massifs montagneux surtout) de périodes pluviales importantes alternant avec des phases d'aridité (ROGNON, 1967 ; SCHIFFERS, 1971 ; PETIT-MAIRE, 1992) qui ont dû jouer sur la répartition des divers éléments floristiques.

Pour pallier ces lacunes, l'étude des sédiments marins, en particulier sur le littoral atlantique africain, a été tentée et les premiers résultats de l'analyse de longues séquences marines (140.000 ans) sont maintenant connus (AGWU & BEUG, 1982 ; HOOGHIEMSTRA, 1988). Ils montrent que pour quelques « pollens-signaux » - *Pinus*, Chenopodiacées, *Artemisia*, *Ephedra* et Composées (hors *Artemisia*) disséminés par les vents à partir de l'Europe et de l'Afrique - les périodes à forte dissémination ont correspondu aux phases les plus froides. Ces résultats ne semblent toutefois pas apporter d'information complémentaire sur les structures de végétation.

En revanche, les données hydrogéologiques, géomorphologiques et biologiques pour les derniers 40.000 ans sont nombreuses (ROGNON, 1976 a et b, 1980 ; SERVANT & SERVANT-VILDARY, 1980 ; MUZZOLINI, 1985 ; JAMET, 1991). Elles permettent de proposer un schéma cohérent des modifications climatiques survenues au Sahara durant cette période. Ces résultats confirment dans leurs grandes lignes les conclusions auxquelles nous avaient conduit l'analyse de divers sédiments sahariens contemporains (PONS & QUEZEL, 1956 ; QUEZEL, et MARTINEZ, 1961) même si l'importance des disséminations à longue distance n'avait alors pas été estimée à sa juste valeur (COUR & DUZER, 1976)

Sans entrer dans le détail, rappelons le modèle climatique proposé par ROGNON (1976 a) :

- un Sahara relativement humide entre 40 et 22.000 B P.,

- un Sahara plus froid et plus aride se décalant vers le sud entre 20 et 11.000 B.P.,
- une phase humide, surtout au Sahara tropical actuel, entre 11 et 6.000 B.P.,
- l'établissement progressif du climat actuel entre 6.000 B.P. et nos jours.

Ce schéma a été accepté dans ses grandes lignes par la majorité des auteurs travaillant sur ces problèmes ; rappelons en particulier les conclusions de MUZZOLINI (1985) et d'ALIMEN (1987), qui indiquent toutefois le rôle des instabilités climatiques en fin de phase humide postérieure à 11.000 B.P., et l'existence d'épisodes humides correspondant à un « pluvial néolithique » voire un humide post-néolithique autour des dates de 6.500-4.500 et 3.000 B.P. Les chronologies proposées marquent encore des divergences dans le détail, sans doute dues au fait du manque de synchronisme de ces phénomènes sur l'ensemble du Sahara

Bien que les données palynologiques relatives à ces fluctuations soient encore très fragmentaires (BUTZER, 1966 ; MALEY, 1981 ; SCHULZ, 1991, 1992) il paraît probable que les dernières migrations des flores méditerranéennes sur les montagnes centro-sahariennes soient contemporaines de la deuxième phase, alors que l'invasion du Sahara par les lignées sahéliennes et essentiellement par la savane désertique actuelle à *Acacia-Panicum*, se serait effectuée au cours de la troisième phase. Quelques précisions doivent toutefois être suggérées. Les pulsations humides seraient restées discrètes et localisées. MUZZOLINI (1985) propose en effet des précipitations de l'ordre du double des lames d'eau actuelles pour l'« humide néolithique », précipitations qui n'ont intéressé que les reliefs et les marges littorales. Les vastes zones hyperarides actuelles seraient selon cet auteur pratiquement restées à l'écart de ces augmentations de précipitations. Toutefois, cette interprétation ne saurait être généralisée. En effet, les vestiges préhistoriques néolithiques présents par exemple au Ténéré (HUGOT, 1962) et ailleurs (SCHULZ, 1987 ; LEZINE, 1990) imposent pour cette région d'admettre des précipitations de l'ordre de 150-250 mm, en relation avec une remontée vers le nord du front intertropical (GASSE, *et al.*, 1990) ce qui aurait permis l'apparition de civilisations liées au développement de la chasse, de la pêche mais aussi de la cueillette de végétaux, graminées sauvages, voire fruits de *Celtis* et de *Ziziphus*.

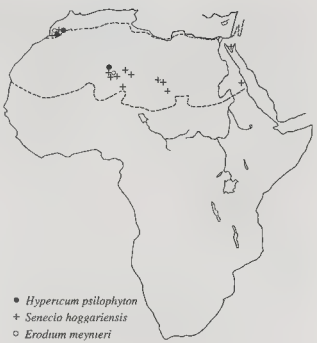


FIG. 4.– Espèces à aire de répartition axée sur les marges méditerranéennes et les montagnes centro-sahariennes.
Taxa with a southern atlasic and centro-saharan repartition.

LES DONNÉES FLORISTIQUES ACTUELLES

Quelles qu'aient été les chronologies et l'importance des phases humides, les données botaniques actuelles imposent d'admettre des possibilités de persistance, jusqu'à nos jours, à la fois des lignées septentrionales méditerranéennes et des lignées tropicales au moins sur et à la périphérie des massifs montagneux sahariens, compte tenu de situations climatiques relativement plus favorables. Ceci a été rendu possible en particulier par la mise en place d'une zonation altitudinale de la végétation qui devait déjà exister ou avait dû déjà exister depuis la fin du Pliocène. Cette structuration a permis de toute évidence la mise en contact des flores (et des faunes, JAMET, 1991) méditerranéennes et méditerranéo-steppiques d'une part et tropicales au sens large d'autre part. L'analyse des flores actuelles met en relief l'existence des rapports récents entre la flore du revers saharien actuel des Atlas et celle du massif central saharien : citons en particulier la présence, notamment dans les Atlas marocains, le Hoggar et ses annexes, de *Senecio flavus*, *Senecio hoggariensis*, *Verbascum dentifolium*, *Celsia longirostris*, *Hypericum psilophyton*, *Erodium meynieri*, *Crambe kralikii*, voire *Centaurea touggourensis* (Aurès-Sahara central) (FIG. 4). Les éléments méditerranéens à large répartition présents sur les sommets de hautes montagnes sahariennes entrent également dans ce groupe : *Piptatherum coerulescens*, *Clematis flammula*, *Stipa parviflora*, *Stipa capensis*, *Helianthemum* spp., *Astragalus* spp. etc. Il en est de même de divers éléments steppiques dont les vestiges palynologiques ont joué un rôle très important en région méditerranéenne lors des épisodes glaciaires : *Artemisia* (*Artemisia inculta*), *Ephedra* (*Ephedra major*), Chenopodiacées-Salsolacées (*Atriplex halimus*). De la même façon, les

immigrants tropicaux récents appartenant à des taxa sahéliens ont trouvé refuge et sont encore présents à plus basse altitude aussi bien sur le massif central saharien qu'au Tibesti : *Cenchrus* spp., *Indigofera* spp., *Aristida* spp., *Enneapogon* spp., *Tephrosia* spp., *Hibiscus* spp., *Melhania* spp., *Anticharis* spp., *Blepharis* spp., etc., pour ne citer que diverses herbacées. Ces répartitions au sein de végétaux présentant aujourd'hui dans leur distribution générale des hiatus de 1.000 voire 2.000 km, sans offrir des variations morphologiques dépassant le rang variétal, sont de toute évidence la manifestation de mises en place récentes.

Toutefois, cette explication ne convient pas pour un certain nombre de situations où un endémisme indiscutable bien que discret (Bruneau de Miré & Quezel, 1961) est apparu en particulier dans les montagnes centro- et sud-sahariennes. Il est intéressant de souligner qu'il s'agit d'éléments faisant souvent partie intégrante de la « rand-flora » (Lebrun, 1947 ; Monod, 1957), c'est-à-dire de la vieille souche xérophile africaine. Citons en particulier *Olea laperrini*, qui apparaît aujourd'hui comme en situation intermédiaire entre *Olea africana* et *Olea maroccana* (Fig. 2), ou encore les représentants des genres *Caralluma*, *Mesembryanthemum*, *Wahlenbergia*, *Lotononis*, *Pentzia*, *Sporobolus*, etc. La découverte récente de *Euphorbia balsamifera* (Fig. 5) dans la région d'Arak (Bernezat, non publié) plaide dans le même sens puisque cette espèce existe aussi au Sahel et sur les montagnes bordant la Mer Rouge.

Toutefois, à côté de ces vestiges de la « rand-flora » s'observent également, toujours à l'état résiduel, sur les sommets du Hoggar et surtout du Tibesti, quelques éléments indiscutablement liés à la flore oro-africaine, dont la mise en place est elle aussi ancienne. Même si le statut taxinomique de certains d'entre eux n'est pas totalement éclairci (Lebrun, 1981)[1], il n'en reste pas moins que l'arrivée sur ce massif de *Erica arborea* (Fig. 3) (présente encore sur le Hoggar il y a environ 4.000 ans, d'après Pons & Quezel, 1956), *Pentas tibestica*, *Phagnalon stenolepis*, *Helichrysum monodianum*, *Agrostis tibestica*, *Avenastrum tibesticum*, etc. (Quezel, 1978) paraît difficile à admettre au cours du Pleistocène et à plus forte raison de l'Holocène compte tenu des conditions climatiques de ces périodes. Sans doute s'agit-il là de vestiges fort malmenés de la flore Pliocène de ces massifs, dont les affinités sont marquées d'une part avec les flores actuelles des montagnes des rives de la Mer Rouge, de Somalie et du Yémen d'autre part avec celles du littoral atlantique saharien, voire de Macaronésie (Quezel, 1978 ; Rognon, 1976 a). Il s'agit de régions, rappelons le, où les précipitations sont encore localement à la fois de type méditerranéen et de type tropical.

Des conclusions analogues paraissent s'imposer pour certains éléments appartenant à la flore méditerranéenne, voire septentrionale, pour lesquels il est difficile d'admettre une origine contemporaine d'une phase humide récente en raison d'une différentiation spécifique évidente (Fig. 2). C'est le cas en particulier pour *Chiliadenus sericeus*, *Myrtus nivellei*, *Cupressus dupreziana* et, sur les sommets du Tibesti, de *Stipa tibestica*, *Celsia tibestica*, *Erodium oreophilum*, *Centaurium flexuosum*, voire du genre *Quezelia*.

Rappelons que certains éléments méditerranéens sont également présents, parfois même abondants, sur les hautes montagnes africaines et en particulier en Ethiopie où ils se situent très généralement au niveau des forêts à *Juniperus procera* (dont les affinités avec *Juniperus excelsa* de Méditerranée orientale sont à souligner) et *Olea africana* Citons en particulier la présence à ce niveau d'espèces endémiques se rapportant aux genres *Pistacia*, *Hypericum*, *Adenocarpus*, *Ceratonia*, *Cyclamen*, etc. (Fici, 1991).

La mise en place de ces éléments, aussi bien oro-africains que méditerranéens, doit être contemporaine des périodes ayant permis des échanges floristiques appréciables entre la région méditerranéenne et celle du Cap par l'intermédiaire des hautes montagnes africaines (Quezel, 1965), périodes qu'il paraît impossible de situer postérieurement à l'apparition des épisodes désertiques au Sahara (Fig. 6). Cette opinion a été reprise par Maley (1980) qui rappelle par ailleurs que les pollens d'*Erica arborea* étaient présents au Tibesti lors de phases humides pliocènes

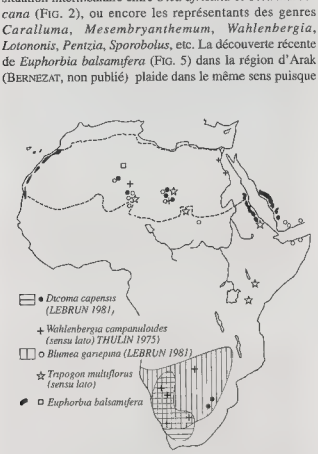


Fig. 5.– Répartition de quelques espèces de souche africaine au Sahara
Repartition of some taxa of african origin in the Sahara.

[1] *La valeur taxinomique exacte de certaines « espèces illusoires » de Lebrun (1981, 1983) reste à préciser à la lumière de révisions générales des genres concernés*

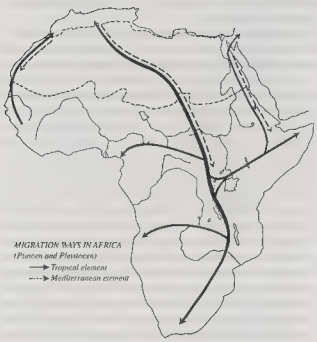


FIG. 6.– Principales voies de migration pliocènes et pléistocènes en Afrique.
Major migration ways in Africa during the pliocene and the pleistocene periods

(MALEY *et al.*, 1970). Remarquons encore que cette explication est conforme aux idées actuelles relatives à la mise en place des flores dans l'archipel canarien (BRAMWELL, 1974), où l'installation des taxa de souche méditerranéenne aussi bien que tropicale (y compris la laurisilve et les formations cactoïdes) est antérieure à la désertisation africaine et donc au moins pliocène, voire mio-pliocène.

LES DONNÉES LIÉES A LA VÉGÉTATION

Le paysage végétal actuel saharien traduit bien, comme nous l'avons indiqué plus haut, l'hétérogénéité des souches bio-génétiques ayant contribué à assurer son peuplement dans des conditions écologiques le plus souvent extrêmement difficiles. Toutefois, si la majeure partie des structures de végétation paraît être en place depuis longtemps, en particulier celles qui caractérisent les regs, les hammadas et les sables mouvants et fixés, d'autres types de végétation accusent sans doute une mise en place bien plus récente.

C'est le cas en particulier pour les vestiges méditerranéens et méditerranéo-steppiques des montagnes centro-sahariennes. De ce point de vue il n'est pas inutile de reconsidérer la signification syntaxinomique du groupement à *Olea laperrini* et *Crambe kralikii* var. *garamas* (QUEZEL, 1954) des sommets du Hoggar qui avait été rattaché alors, ainsi qu'en 1965, à des unités supérieures particulières réunissant nombre de chamaephytes des hautes montagnes centro-sahariennes : LAVANDULETEA (ALIA) et (ION) ANTINEAE, définies afin de regrouper en un ensemble homogène la végétation de souche méditerranéenne culminale. En fait, à la lecture actuelle des résultats obtenus en particulier au Maroc aride (BARBERO & QUEZEL, 1992 ; QUEZEL, *et al.*, sous presse), il est évident que si ces unités méritent bien d'être conservées pour définir la végétation chaméphytique centro-saharienne, la végétation arborescente et arbustive à base de *Olea laperrini*, *Rhus tripartitum*, *Pistacia atlantica*, *Periploca angustifolia*, etc. répond à un ensemble tout à fait différent qui représente sur les sommets du Hoggar une végétation de type pré-steppique devant être rattachée aux QUERCETEA ILICIS dont elle possède quelques unes des caractéristiques.

Comme nous l'avons dit plus haut, la mise en place de ce type de végétation dans sa structuration actuelle, paraît raisonnablement avoir pû s'effectuer lors de la deuxième période citée par ROGNON (1976 a), c'est-à-dire entre 20 et 11.000 B.P., et sans doute plus précisément entre 20 et 16.000 B.P. si l'on suit des schémas plus récents (MUZZOLINI, 1985).

Un autre cas remarquable, déjà évoqué, est celui des structures de savanes désertiques à *Acacia-Panicum* qui s'organisent autour d'un certain nombre d'épineux et de graminées vivaces, et qui représentent au Sahara un paysage en tout point comparable à ceux du Sahel actuel. Son extension est, nous l'avons vu, très récente et sans doute contemporaine de la phase humide postérieure à 11.000 B.P. surtout perceptible au Sahara méridional. C'est à la faveur de ce pluvial (grand humide) mais aussi de la courte phase humide néolithique qui lui fait suite (4-3.000 B.P.) (MUZZOLINI, 1985) qu'a pû s'effectuer l'avancée vers le nord d'une végétation caractéristique de la zone sahélienne actuelle sous des précipitations de l'ordre de 150-250 mm. Cette avancée atteint à l'ouest, par la façade atlantique, le versant méridional de l'Anti-Atlas. Dans cette région, la végétation de savane désertique entre largement en contact, notamment dans les lits d'oued, avec la végétation de type infra-méditerranéen à base d'*Argania spinosa*, *Periploca laevigata*, *Senecio antheuphorbium*, *Euphorbia echinus*, etc., dont la mise en place est, nous l'avons vu, probablement mio-pliocène. Cette situation est la conséquence de la permanence des influences océaniques et essentiellement de compensations hydriques liées à des taux élevés de l'humidité atmosphérique. De la même façon, sur le revers est du Maghreb, *Acacia raddiana* a pu se maintenir en Tunisie centro-méridionale (LE HOUEROU, 1990), mais cette fois en région bioclimatique méditerranéenne (FIG. 1) alors qu'il fait pratiquement défaut dans le Sahara septentrional algéro-tunisien (QUEZEL, 1965), essentiellement en fonction de l'augmentation des phénomènes de continentalité.

La détérioration progressive des conditions climatiques, la baisse des précipitations surtout, a par la suite cantonné ce type de végétation dans les lits d'oued où un apport supplémentaire d'eau par inféro-flux ou par ruissellement permet encore son maintien dans des zones où les précipitations actuelles ne dépassent pas 50 mm.

Si nous n'avons jusqu'à présent envisagé que les structures à base d'espèces pérennes, les problèmes posés par la végétation à base d'annuelles ne sont pas sans intérêt. Rappelons que les thérophytes représentent environ 50 % de la flore en région méditerranéenne mais aussi saharienne et 70 % en zone nord sahélienne (QUEZEL, 1965). Au Sahara, ce sont les thérophytes qui constituent la seule végétation des zones hyperarides caractérisées en particulier par le groupement de regs sablonneux à *Danthonia forskhalii* et *Plantago ciliata* (QUEZEL, 1965) constitué à peu près exclusivement d'espèces saharo-arabes ou liées à la « rand-flora ». Par ailleurs les annuelles jouent un rôle discret, sauf dans deux types principaux de situation .

Le premier est constitué par ce que l'un de nous a nommé « les groupements de thérophytes sur sables humides » (QUEZEL, 1954), constitués par des formations éminemment éphémères s'installant après les crues ou au bord des gueltas, essentiellement dans les massifs montagneux. Définis du Hoggar et du Tibesti, ils sont constitués par une cinquantaine d'espèces de valeur biogéographique variable puisqu'y coexistent les lignées méditerranéennes (*Trigonella, Leysera, Lotus, Astragalus, Matthiola, Spergularia, Anacyclus*, etc.) et tropicales (*Triraphis, Anticharis, Ammania, Coelachyrium, Vahlia, Lotononis*, etc.). Il convient de signaler que même dans ce cas, les taxa tropicaux dominent largement au Tibesti, alors qu'au Hoggar ce sont plutôt les méditerranéens. De même, des cosynchronismes biologiques et plus particulièrement phénologiques apparaissent en fonction des rythmes de précipitation dans les mêmes sites. C'est ainsi qu'après les pluies de printemps ce sont *Lotus, Matthiola, Anacyclus, Spergularia, Leysera*, etc., qui se développent alors qu'après les pluies d'automne ce sont *Giesekia, Mollugo, Triraphis, Anticharis, Lotononis*, etc.

Le second est constitué par diverses formations à épineux du revers sud-occidental du Tibesti où de larges vallées sont occupées par de grands oueds sur substrats sableux ou limono-sableux, dans une région relativement arrosée et que nous avons considéré (QUEZEL, 1958) comme une véritable enclave sahélienne en zone saharienne. Si les arbres (*Acacia, Balanites, Capparis decidua, Boscia, Moerua*) sont abondants et largement associés à *Panicum turgidum*, un contingent important d'annuelles de type sahélien apparaît au sol (*Cenchrus, Indigofera, Eragrostis, Tragus, Crotalaria, Aristida, Enneapogon*, etc.) qui représente jusqu'à 80 % du cortège dans l'association à *Aristida funiculata* et *Indigofera sessiliflora*. Soulignons que ces structures sont tout à fait comparables à celles que l'on pouvait observer dans les années 60 dans le sud du Djourab à 400 km plus au sud et dont elles étaient séparées par une zone de désert quasi-absolu. L'existence de ce tapis d'annuelles, le plus souvent associé à un couvert très lache d'épineux, représente en fait un des critères physionomiques majeurs de la végétation sahélienne. C'est en particulier ce type de végétation qui marque la limite septentrionale de la zone sahélo-saharienne, sa disparition correspondant au début de la zone désertique saharienne proprement dite.

IMPACT ACTUEL DES PROCESSUS DE DÉSERTISATION ET DE DÉSERTIFICATION

L'ensemble des faits évoqués ci-dessus, tant à propos de la flore que de la végétation ou des données climatiques, montre clairement qu'il existe entre domaine méditerranéen, domaine saharien et domaine tropical, un équilibre éminemment instable et que la constitution des structures de végétation reflète, sans doute là plus qu'ailleurs, les oscillations climatiques locales dans une zone située à la limite des potentialités de colonisation du milieu par les végétaux, où des variations climatiques souvent minimes sont susceptibles d'entraîner de profondes perturbations dans les structures de végétation. Si ces phénomènes sont bien sûr perceptibles à l'échelle historique, dans la modeste mesure de nos connaissances, ils sont également perceptibles sur des pas de temps beaucoup plus courts en fonction de deux séries de phénomènes : l'irrégularité des phénomènes climatiques, essentiellement des précipitations, ce qui aggrave les situations de stress, mais aussi en fonction des processus de dégradation liés à l'accroissement des actions anthropiques qui les amplifient

L'irrégularité des précipitations est un phénomène caractéristique aussi bien du climat méditerranéen que des climats tropicaux. Pour cette raison, la notion d'isohyète utilisée par de nombreux auteurs pour tracer les limites du Sahara aussi bien au sud qu'au nord, répond à une moyenne météorologique qui n'a que peu d'analogie avec les précipitations mesurées chaque année. Rappelons toutefois que CAPOT-REY (1953), QUEZEL (1965), DUBIEF (1959) et bien d'autres auteurs ont, faute de mieux, utilisé ce critère pour limiter le Sahara. Ce sont alors respectivement les isohyètes des 100 mm au nord et de 150 mm au sud qui ont été le plus souvent retenus. Toutefois, les périodes de sécheresse survenues au Sahel dans les années 70, en 1984 et 1987 (RETAILLE, 1989), ont profondément modifié les paysages végétaux des zones d'interface et entraîné une désertisation au moins physionomique d'une bande de 150 à 300 km dans l'ensemble de la zone sahélienne (FIG. 7), déterminant en fait un décrochage plus ou moins correspondant de la zone sahélo-soudanienne voire

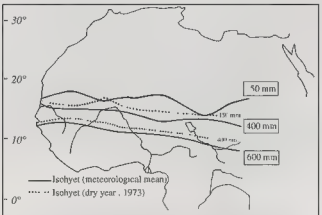


FIG. 7.– Situation comparative des isohyètes en Afrique sud-saharienne (moyenne météorologique et année sèche)
Comparative position of isohyets in the south-saharan Africa (meteorological mean and dry year).

soudanienne. Tout le problème est de savoir si ce phénomène est épisodique, et donc réversible, ou s'il traduit des modifications climatiques permanentes mais néanmoins exacerbées par les processus d'anthropisation. CATELLA (1988) pense que la sécheresse récente n'a pas profondément modifié les structures de végétation dans la région de Tombouctou depuis dix siècles et que les dégâts actuels, quoiqu'importants, ne sont pas irréversibles. Il n'en reste pas moins que les pulsations du régime de précipitations ont dû entrainer d'importantes fluctuations des limites sud du Sahara au cours des derniers millénaires.

Pour ce qui est des limites septentrionales, des travaux synthétiques ont été réalisés au cours des dernières décennies. BOUAZZA (1991) dans le sud Oranais et AIME (1991) sur le littoral oranais, ont montré l'importance des modifications de certains paramètres climatiques et surtout des précipitations, qui ont conduit très généralement (BARBERO & QUEZEL, 1992) à un décrochement d'un niveau bioclimatique au sens d'EMBERGER (1945) sur des pas de temps climatiquement significatifs (FIG. 8). Au Sahara marocain oriental, de récentes observations sur le terrain (QUEZEL, *et al.*, sous presse) ont permis de vérifier que les limites de la végétation saharienne, établies à partir de la définition d'associations végétales, ont varié depuis les années 50, si bien qu'actuellement ce n'est plus l'isohyète des 100 mm mais celui des 150 mm qui correspond le mieux à cette limite, du moins dans la zone située à l'est d'Ouarzazate. En revanche, les limites ne se sont pas sensiblement modifiées plus à l'ouest dans le bassin du Draa. Indiscutablement, ces observations posent problème, d'autant que les actions anthropiques sont restées relativement discrètes dans l'ensemble de cette région. Il semblerait donc que, contrairement à ce qui a souvent été admis au cours des dernières années, l'extension du Sahara s'effectue plutôt sur ses limites septentrionales que sur ses limites méridionales. Toutefois, seule la reconstitution de longues séquences climatiques permettra de déterminer la date d'initiation de ce phénomène.

L'accroissement des processus anthropiques représente également à l'heure actuelle un facteur majeur de dégradation du sol et de la végétation aussi bien en région méditerranéenne que tropicale. L'accroissement des populations et du cheptel a créé des besoins qui ont pû durant un certain temps être couverts par une augmentation des prélèvements et des tentatives de mise en culture. Les modalités de cette désertification ont pû être définis en région méditerranéenne (BARBERO *et al.*, 1990) et paraissent suivre un cheminement comparable en Afrique sahélienne où la destruction des espèces pérennes conduit également à la constitution de pelouses dégradées à annuelles où dominent les espèces toxiques ou non appétées. Dans ce genre de situation il peut être difficile de départager, dans la dégradation du milieu, ce qui revient aux processus de désertisation et ce qui est lié à la désertification, les deux étant d'ailleurs le plus souvent associés (BARBERO & QUEZEL, 1992). De toute façon, la conséquence la plus évidente de ces processus est l'extension des zones désertiques, qu'il s'agisse de déserts climatiques ou de déserts anthropozoogènes. En zone désertique, les processus de désertification sont restés en général discrets, sauf par le

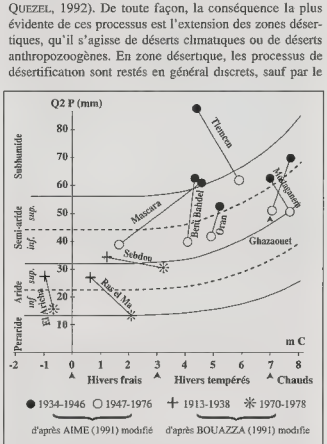


FIG. 8.– Modifications sur le climagramme d'Emberger la position de quelques localités d'Oranie.
Variation on the Emberger's climagram of the situation of some oranian localities

biais des auréoles de dégradation de plus en plus évidentes autour des centres d'habitat permanent ; mais l'utilisation de ce milieu hyperfragile à des fins touristiques n'en constitue pas moins un danger supplémentaire.

CONCLUSIONS

La complexité biogéographique accusée par la flore et la végétation saharienne apparaît donc comme la résultante du peuplement végétal des zones occupées aujourd'hui par le désert et des vicissitudes climatiques qui y sont survenues depuis le Pliocène. En effet, malgré la rareté des données paléohistoriques concernant la flore, un certain nombre de faits paraissent actuellement bien établis. Ce sont en particulier la période des premières phases de désertification intense au début du Pliocène, et l'existence à la fin de cette période, d'une végétation sans doute assez proche de celle de l'Afrique orientale sèche. Les hautes montagnes sahariennes, Massif Central Saharien et Tibesti surtout, ont alors pu bénéficier, au moins de façon fragmentaire, des influences floristiques montagnardes voire oro-africaines, et quelques éléments s'y rattachant ont pu y subsister jusqu'à nos jours. La mise en place de la flore saharo-arabe dans son ensemble, mais également celle de la « rand flora » de souche africaine, a dû correspondre au développement de phases de grande aridité du Pliocène et au Pleistocène. L'installation des périodes glaciaires en Europe est corrélée à l'apparition de phases pluviales sahariennes dont malheureusement, le nombre, l'importance et la signification climatique restent encore mal connus. Des contacts entre les flores tropicales et méditerranéennes ont toutefois été possibles, peut-être à plusieurs reprises, durant le Pleistocène, au moins dans les zones littorales et dans les montagnes, comme le souligne l'existence d'un endémisme notable de souche méditerranéenne et tropicale dans ces régions. L'histoire climatique des 40.000 dernières années au Sahara est mieux connue puisque les traces de diverses pulsations humides peuvent être mises en évidence. Les premières, contemporaines du Würm, ont permis la migration d'éléments méditerranéens assez nombreux vers le sud où certains d'entre eux ont subsisté de nos jours, en particulier dans les montagnes, voire sur les façades maritimes. Les plus récentes, surtout marquées au Sahara méridional, ont en revanche permis l'avancée d'un ensemble typiquement sahélien dans une grande partie du Sahara, où il est actuellement représenté par la savane désertique à *Acacia-Panicum*, essentiellement réfugiée dans les lits d'oueds.

Au cours de la période historique, mais peut-être déjà aussi au Néolithique, l'utilisation voire la surexploitation par l'homme et ses troupeaux du milieu sahariens, ont largement contribué à la dégradation de la couverture végétale. C'est toutefois sur les marges de ce grand désert que ce processus est particulièrement évident à l'heure actuelle, à la suite tant de processus de désertification d'origine anthropique que d'une désertisation au moins épisodique, liée aux instabilités météorologiques caractéristiques des climats méditerranéen aussi bien que tropical.

BIBLIOGRAPHIE

AGWU, C.O.C. & BEUG, H.J. 1982. - Palynologycal studies of marine sediments of the west African coast. *Meteor Forsch. - Ergebnisse*, C, 36 : 1-30, Berlin

AIME, S., 1991.– *Etude écologique de la transition entre les climats subhumide, semi-aride et aride dans l'étage thermoméditerranéen du Tell oranais* Thèse. Doct. Fac. Sc. Marseille-St-Jérôme : 195 p. + annexes

ALIMEN, H., 1987 – Evolution du climat et des civilisations depuis 40.000 ans du nord au sud du Sahara. *Bull. Ass. Française pour l'étude du Quaternaire*, n°4 : 215-227.

BALLOUCHE, A., 1991.– Végétation pliocène supérieure du Sahara atlantique : étude palynologique du Magrebien de Tarfaya. *In* : ROCCI et DESCHAMPS (éds.) : *Etudes récentes sur la géologie de l'Afrique*, Orléans : 285-288

BARBERO, M & QUEZEL, P., 1992.– Desertification, Desertsation, Anddification in the mediterranean region and global changes. 6th European Ecological Congress, Marseille. *Mésogée*, 52 : 62-63

BARBERO, M , BONIN, G., LOISEL, R. & QUEZEL, P., 1990 – Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean bassin. *Vegetatio*, 87 : 151-173.

BOUAZZA, M , 1991 – *Etude phytoécologique de la steppe à* Stipa tenacissima *au sud de Dedbou* Thèse Doct. Fac. Sc Marseille-St-Jérôme : 109 p

BRAMWELL, D & BRAMWELL, Z. 1974.– *Flores sylvestres de las Canarias* Exc. Cabildo Insular de Gran Canaria Edit. : 278 p

BRUNEAU DE MIRE, P. & QUEZEL, P. 1959.– Sur la présence de la Bruyère en arbre sur les sommets de l'Emi Koussi (Massif du Tibesti) *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogéogr*, 34 : 66-70.

BRUNEAU DE MIRE, P & QUEZEL, P. 1961.– Remarques taxonomiques et biogéographiques sur la flore des montagnes de la lisière méridionale du Sahara et plus spécialement du Tibesti et du Djebel Marra *J. Agric Trop. Bot Appl*, 8 : 110-133

BUTZER, K.W. & HASEN, C.L. 1967.– Interrelationsnips of subsaharan nilotic deposits and local wadi alluvia in southern Egypt. *Act 6e Cong Panaf. - Prehistoire* : 336-337

BUTZER, K.W. 1966.– Climatic changes in the arid zones of Africa during early to mid-Holocene time. *In* : *World climate from 8000 to 0 B.C.*, London : 72-83.

CAPOT-REY, R., 1953.– *Le Sahara Français*. - Presses Universitaires de France, Paris . 436 p

CATELLA, A M , 1988.– *Approche de l'évolution du milieu dans la région de Tombouctou depuis 10 siècles*. Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille III : 393 p + annexes.

COPPENS, Y. & KOENINIGUER, J C. 1976 – Signification climatique des paléoflores ligneuses du Tertaire et du Quaternaire du Tchad. *Bull. Soc. Géol. France*, 18 : 1009-1015.

COUR, P & DUZER, D. 1976.– Persistance d'un climat hyperaride au Sahara central et méridional au cours de l'Holocène. *Rev Géogr. Phys. et de Géol. Dynam.*, XVIII, 2-3 : 175-198

DE LUMLEY, H , 1976.– Les lignes de rivage quaternaire de Provence et de la région de Nice. *La Préhistoire Française*, I : 311-325.

DUBIEF, J., 1959.– Le climat du Sahara. *Mem Inst Rech. Sahariennes. Univ Alger*, I . 312 p

EMBERGER, L., 1945. Une classification biogéographique des bioclimats. *Recueil Trav. Lab. Bot Fac. Sci. Montpellier*, 7 : 3-13

FICI, S., 1991.– Floristic relations between eastern Africa and the Mediterranean with special references to northern Somalia. *Flora Mediterranea*, 1 : 175-185.

GASSE, F., TEHET, R., DURAND, A , GIBERT, E. & FONTES, J C., 1990 – The arid-humid transition in the Sahara and the Sahel during the last deglaciation. *Nature*, 346 : 141-146.

HOOGHIEMSTRA, H., 1988.– Changes of major wind and vegetation zones in NW Africa 20.000-5.000 years B.P. as deduced from a marine pollen record near Cap Blanc. *Rev. of Paleobotany and Palynology*, 55 : 101-140

HUGOT, H., 1962.– *Missions Berliet Ténéré-Tchad. – Documents Scientifiques*. Arts et métiers graphiques Ed. Paris : 376 p

JAMET, P., 1992.– Flore et Faune du Sahara depuis 10.000 B.P *Act. 116ème Cg. Soc. Sav., Chambery* : 55-69 (Editions du CTES, Paris)

LEBRUN, J., 1947.– La végétation de la plaine alluviale au sud du Lac Edouard. *In : Exploration du Parc National Albert*. Inst. des Parcs Nationaux au Congo Belge, Bruxelles : 801 pp.

LEBRUN, J.P., 1981.– Les bases floristiques des grandes division de l'Afrique sèche. *Série Botanique* n°7, I. - EMVT Maison-Alfort . 483 p

LEBRUN, J.P., 1983.– La flore des massifs sahariens, espèces illustoires et endémiques vraies. *Bothalia*, 14, 3-4 : 511-515.

LE HOUEROU, H.N., 1990.– Bioclimatologie du Sahara *Sécheresse*, 4, 1 . 233-304

LEROUX, M., 1983.– *Le climat de l'Afrique Tropicale*. Edit. Champion, Paris : 423 p

LEZINE, .AM., 1990. Late Quaternary vegetation and climate of the Sahel. *Quaternary Research*, 32 : 317-334

MALEY, J., 1977.– Paleoclimate of central Sahara during the early Holocène. *Nature*, 269 : 573 577.

MALEY, J., 1981.– Les changements climatiques à la fin du Tertiaire en Afrique : leur conséquence sur l'apparition du Sahara et de sa végétation. In . WILLIAMS & FAURE (eds) *The Sahara and the Nile*. Balkema, Rotterdam : 63-86.

MALEY, J., 1981.– *Etudes palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord-tropicale de 30 000 ans à l'époque annuelle*. Thèse Doct. Etat Univ. Montpellier, O R S.T.O.M. : 586 p

MALEY, J., COHEN, J., FAURE, H., ROGNON, P. & VINCENT, P.M. 1970.– Quelques formations lacustres et fluviatiles associées à différentes phases volcaniques au Tibesti *Cah. O R.S.T.O.M., Ser. Géol.*, 2 (1) : 127-252.

MATHEZ, J., 1977.– La flore de la région d'Ifni. *Bull. Soc. Sc. Phys Maroc*, 54 . 20-23

MONOD, T., 1957.– Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique. C.S.A. 24 Congrès de Yangambi, Cons. Scient. pour l'Afrique au sud du Sahara, 24, 152 pp.

MUZZOLINI, A., 1985.– Les climats au Sahara et sur ses bordures du pleistocène final à l'aride actuel. *Empuries*, 47 : 8-27.

PETIT MAIRE, N , 1992.– Environnements et climats de la ceinture tropicale nord-africaine depuis 140000 ans. *Mém. Soc Géol. France*, n s., 160 . 27-34

PETIT MAIRE, N , FONTAGNO, M. & ROULAND, C. 1991.– Atmospheric methane ratio and environnemental changes in the Sahara and Sahel during the last 130 kyrs. Paleogeogr., *Paleoclimatol., Paleoecol.*, 65 : 133-148

PONS, A. & QUEZEL, P. 1956.– Premiers résultats de l'analyse palynologique de quelques paléosols sahariens. - *C. R. Ac. Sci.* 243 : 1656-1658

PONS, A. & QUEZEL, P. 1958.– Premières remarques sur l'étude d'un guano fossile du Hoggar. *C.R. Ac. Sci.* 244 . 1656-1658.

QUEZEL, P., 1954. - Contribution à l'étude de la flore et de la végétation du Hoggar. *Inst. Rech. Sahariennes*, Univ. d'Alger, Alger. : 160 pp

QUEZEL, P., 1958 - Mission botanique au Tibesti. *Inst. Rech Sahariennes*, Univ d'Alger, Alger 4 : 1-357

QUEZEL, P., 1965.– *La végétation du Sahara, du Tchad à la Mauritanie* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart : 333 pp.

QUEZEL, P., 1978 – Analysis of the flora of mediterranean and saharan Africa. *Ann. Missouri Bot Garden*, 65, 2 : 479-533

QUEZEL, P. & MARTINEZ, C. 1961 – Le dernier interpluvial au Sahara Central. *Libyca*, 6-7 : 211-227

QUEZEL, P., BARBERO, M., BENABID, A. & RIVAS-MARTINEZ, S. 1993?- Le passage de la végétation méditerranéenne à la végétation saharienne sur le revers méridional du Haut-Atlas Oriental (Maroc). *Phytocoenologia* (sous-presse)

RETAILLE, D., 1989.– Comment lire le contact Sahara Sahel. In : *Sahara Sahel*, Centre cult. français, Abidjan : 19 34

RITCHIE, J C., 1987.– A Holocene pollen record from Bir-Atroun, northwest Sudan. *Pollen & Spores*, 29 : 391-410.

ROGNON, P, 1967.– Le Massif de l'Atakor et ses bordures (Sahara central) *Etudes géomorphologiques* - CNRS, 9 : 560 p

ROGNON, P., 1976 a.– Essai d'interprétation des variations climatiques au Sahara depuis 40.000 ans. *Rev. Géogr. Phys. et de Géol. Dynam.*, 2 XVIII., 2-3 : 251-282.

ROGNON, P., 1976 b – Les oscillations du climat saharien depuis 40 millénaires Introduction à un vieux débat. *Rev. Géogr. Phys. et de Géol Dynam.*, (2) XVIII 2-3 : 147-156.

ROGNON, P., 1980. - Une extension des déserts (Sahara et Moyen Orient) au cours du tardi-Glacaire. *Rev. Géogr. Phys. et de Géol. Dynam.*, 22 4-5 : 313-328

SCHIFFERS, H , 1971.– *Die Sahara und Randgebeite*. Weltorum verlag Munchen, 1 : 674 p.

SCHULZ, E., 1987.– Die Holozäne Vegetation des Zentrale Sahara (N. Mali, N. NIGER WS Libya). *Paleoecol. Afric.*, 18 . 143-161

SCHULZ, E., 1991. Holocene environments in the Central Sahara. *Hydrobiologia*, 214 : 359-365

SCHULZ, E., 1992.– The southern fringe of mediterranean vegetation in the Central Sahara during the Pleistocène. *8th Intern. Palynol. Congr Aix-en Provence*, Abstracts : 134.

SERVANT, M , 1973. *Séquences continentales et variations climatiques : évolution du bassin du Tchad au Cénozoique Supérieur*. Thèse Doct. Etat, Fac Sc. Paris : 348 p.

SERVANT, M. & SERVANT-VILDARY, S. 1980.– L'environnement quaternaire du bassin du Tchad. In : *The Sahara and the Nile*. WILLIAMS & FAURE (eds), 133-152, Balkema, Rotterdam.

VAN CAMPO, M., GUINET, P. & COHEN, J. 1968. - Fossil pollens from late Tertiary and middle Pleistocene deposits of the Kurkur oasis. *In : Desert and River in Nubia*, K.W. BUTZER and C.L. HANSEN Ed. Univ of Wisconsin press : 515-520.

WHITE, F., 1983 – The vegetation of Africa. *Natural ressources*, XX, UNESCO Edit. . 336 p.

WICKENS, G.E., 1976 – Speculation on long distance dispersal and the flora of Jebel Marra Sudan. *Kew Bull.*, 31 : 105-150

Bull. Ecol., t. 24 (2-3-4) 1993 : 203 209

SUCCESSIONS VÉGÉTALES APRÈS PÂTURAGE EXTENSIF PAR DES CHEVAUX DANS UNE ROSELIÈRE*

Françoise Rozé

Laboratoire d'Ecologie Végétale, UA CNRS 0696, Complexe de Beaulieu - 35042 Rennes cedex

SUMMARY
(original paper)

Successional patterns after extensive grazing by Horses in a Phragmites australis *community*

This paper shows the recession of reed-beds after the introduction of horses. The site is a littoral wetland near Trebeurden in Brittany. The vegetation opening induces modifications in the species composition. Browsing and trampling bring about structural modifications with increase of bare soil. Successional patterns are studied in several places with permanent line method and transects. The species richness increases. After the Phragmites australis *association, a transient* Carex riparia *phase is observed. When the soil is wetter* Phragmites australis *is more tolerant. Some species as* Oenanthe crocata *are more abundant.*

KEY WORDS : Plant succession - *Phragmites australis* - Wetland management - Extensive grazing - Horse

RÉSUMÉ
(travail original)

*Le travail présenté montre la régression d'une roselière sous l'influence du pâturage extensif par des Chevaux de Camargue. Le site étudié est un marais littoral situé à Trébeurden sur la côte Nord de la Bretagne. L'ouverture du milieu par le pâturage et le piétinement, provoque une transformation des groupements végétaux. La modification de structure s'accompagne d'une augmentation du sol à nu. Les successions végétales, après la consommation du Roseau (*Phragmites australis*), par les Chevaux, sont étudiées en différents endroits par la mise en place de lignes et de transects permanents. Différentes stratégies peuvent être observées. Le Roseau régresse en raison du prélèvement et du piétinement, il semble mieux résister dans les sites les plus humides. Le groupement à* Carex riparia *(espèce paturée au stade de jeunes pousses) constitue un stade transitoire. Plusieurs espèces comme* Oenanthe crocata *progressent régulièrement. La diversité spécifique augmente.*

MOTS CLÉS : Successions végétales - *Phragmites australis* - Gestion de zones humides - Pâturage extensif - Cheval.

INTRODUCTION

En raison de sa diversité biologique (Rozé, 1987), liée à sa situation littorale, le marais du Quellen en Trébeurden dans le département des Côtes d'Armor, méritait une protection. Ce site fut acheté par le Conseil général en 1985 et la gestion des 20 hectares concernés est assurée par le Service des Espaces Naturels Sensibles.

L'abandon de l'exploitation traditionnelle (fauche et pâturage) ainsi que l'eutrophisation des eaux ont provoqué une extension de la Roselière. Le Roseau (*Phragmites australis*) est une espèce sociale, envahissante et exubérante qui uniformise le milieu et réduit les surfaces en eau libre ou les surfaces ouvertes. Afin de renouveler les types de structures végétales recherchées par les Oiseaux et de favoriser un milieu riche et diversifié, une gestion utilisant l'élevage extensif de Chevaux de Camargue a été envisagée.

De nombreux travaux montrent l'intérêt de ce type d'entretien (Bassett, 1980 ; Duncan & D'Herbes, 1982 ; Lecomte & Le Neveu, 1986 ; Gordon *et al.*, 1990 ;

* Manuscrit reçu le 26 avril 1993 ; version révisée et acceptée pour publication le 23 juillet 1993.

DUNCAN, 1991). En 1916, CLEMENTS considérait que le pâturage pouvait être à l'origine d'un subclimax. Depuis de nombreux auteurs ont constaté que le pâturage infléchissait les successions naturelles.

Le protocole de suivi de la végétation mis en place au Quellen a pour objectif d'évaluer les modifications consécutives au pâturage et au piétinement. Quatre chevaux ont été introduits ; en 1992 ce nombre est passé à cinq.

MÉTHODES D'ÉTUDES

Trois méthodes ont été utilisées en parallèle.

INVENTAIRE ET CARTOGRAPHIE DIACHRONIQUE

Avant l'introduction des Chevaux un inventaire de la flore et de la végétation a été réalisé (1986-1987). Une trentaine de groupements végétaux ont été identifiés sur l'ensemble du site et cartographiés avec précision en 1987. La Roselière occupe environ huit hectares. En 1987, les relevés effectués dans cette Roselière montrent une grande uniformité. *Phragmites australis* a une hauteur moyenne de l'ordre de 2,5 mètres et un recouvrement de 100 %. Cette espèce est accompagnée de *Galium palustre*, *Carex riparia* et *Calystegia sepium* dont le recouvrement est toujours inférieur à 5 %. Cette zone arrière dunaire est inondée en hiver et suivant les années en automne et au printemps. Depuis 1988, des missions aériennes à basse altitude et des relevés au sol ont permis de réaliser des documents cartographiques à des périodes différentes.

LIGNES PERMANENTES

Depuis l'introduction des chevaux en 1988, l'analyse des modifications de la végétation est effectuée le long de lignes permanentes de 20 mètres de longueur. Elles sont disposées dans des zones où la Roselière était homogène en 1988.

Les relevés sont effectués tous les 10 cm le long de la ligne par comptage des contacts avec la végétation avec une tige métallique enfoncée verticalement dans le groupement. Il s'agit d'une méthode comparable à celle du « double-mètre » (CANFIELD, 1941 ; DAGET & POISSONET, 1971) adaptée par FORGEARD & TOUFFET (1980).

La fréquence relative d'une espèce (F.R.) est le pourcentage de points où cette espèce est rencontrée par rapport au nombre total de points de lecture (200).

La localisation des lignes permanentes apparaît sur la figure 1. Leur emplacement a été choisi en fonction d'un léger gradient d'atterrissement. La ligne 1 a un niveau très légèrement supérieur à la ligne 2 et à la ligne 3.

TRANSECTS

Cette méthode inspirée de PARKER (1951-1954) et DE LONG (1957-1958) a été mise au point en Bretagne par GLOAGUEN & TOUFFET (1974). Elle est très utilisée pour analyser les zones de transition entre différents groupements.

Ici le transect se présente sous la forme d'une bande de 20 mètres de long et d'un mètre de large, découpée en segments d'un mètre ; dans chacun des segments d'un mètre carré, les espèces sont recensées et accompagnées du coefficient d'abondance-dominance. Le transect est l'équivalent d'une suite de relevés phytosociologiques contigus qui sont effectués tous les ans à même période (juillet). Les extrémités sont délimitées par des poteaux qui permettent de répéter les lectures exactement au même endroit.

Chaque espèce est représentée par un trait noir dont l'épaisseur est fonction du coefficient d'abondance-dominance. Cette méthode est tout à fait appropriée à l'observation de la progression de la consommation et du piétinement de la Roselière par les Chevaux.

RÉSULTATS

CARTOGRAPHIE DIACHRONIQUE

En 1987, la Roselière occupe environ 8 ha. Depuis, le recul de ce groupement est manifeste (FIG. 1). Les îlots de Roseaux qui se trouvaient dans d'anciennes parcelles bordées de talus ont été attaqués les premiers . A partir de 1990, la Roselière principale est pâturée et parcourue dans sa bordure Sud.

LIGNES PERMANENTES

Ligne 1.– La figure 2 montre que le Roseau (*Phragmites australis*) consommé dès 1988 disparaît complètement en trois années. Un groupement à *Glyceria fluitans*, *Apium nodiflorum* et *Oenanthe crocata* le remplace. Après la consommation initiale du Roseau *Carex riparia* s'étend puis disparaît ensuite.

Ligne 2.– A cet endroit les Chevaux ont pénétré en 1990. Le Roseau piétiné et consommé est remplacé par un groupement à *Apium nodifolium*, *Oenanthe crocata* et *Iris pseudacorus* (FIG. 3).

Ligne 3: Les Chevaux ont fréquenté cette zone à partir de 1989. Le Roseau régresse mais ne disparaît pas complètement (FIG. 4). Comme au niveau de la ligne 1, *Carex riparia* progresse l'année qui suit le premier pâturage, cette espèce régresse ensuite. Quelques espèces annuelles apparaissent comme *Lemna minor* ou *Scirpus setaceus*.

La diversité spécifique augmente de manière remarquable sur toutes les lignes (FIG. 5).

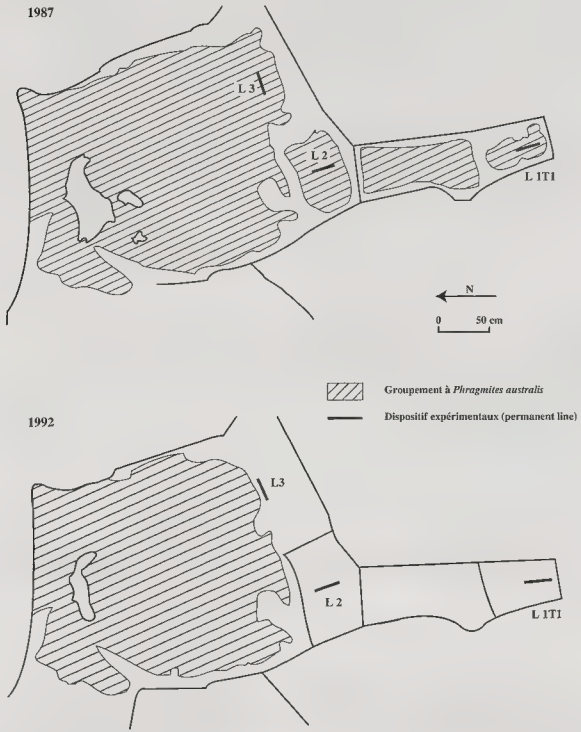


FIG. 1 Cartographie de la roselière en 1987 et 1992
Reed beds cartography in 1987 and 1992.

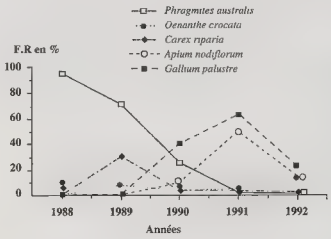


FIG. 2.– Dynamique des principales espèces de la ligne 1.
Plant succession on the line 1.

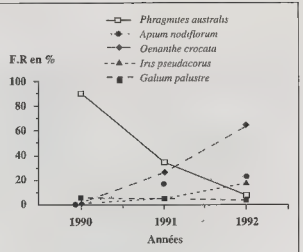


FIG. 3.– Dynamique des principales espèces de la ligne 2.
Plant succession on the line 2.

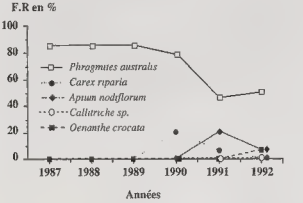


FIG. 4.– Dynamique des principales espèces de la ligne 3
Plant succession on the line 3.

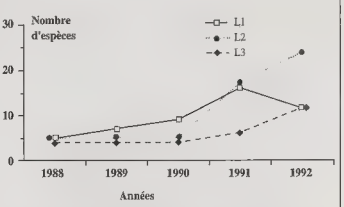


FIG. 5.– Evolution de la diversité spécifique sur les trois lignes permanentes.
Species richness on the lines 1-2-3.

Après régression ou disparition du Roseau, le groupement végétal présente une structure beaucoup plus ouverte. Le sol à nu est de plus en plus fréquent (FIG. 6).

Trois types de comportements ou stratégies peuvent être remarqués :

- les espèces qui régressent comme *Phragmites australis*,
- les espèces qui apparaissent puis disparaissent plus ou moins tôt comme *Carex riparia* ou *Apium nodiflorum*,
- les espèces qui progressent régulièrement comme *Oenanthe crocata*.

TRANSECT

Le transect (FIG. 7) présente la transition entre la prairie humide à *Glyceria fluitans* et *Ranunculus repens* et la Roselière. Le recul du front de Roseaux est rapide. *Glyceria fluitans* pénètre dans les sites où le recouvrement de *Phragmites australis* a diminué. *Ranunculus repens* ne s'étend pas. De nouvelles espèces apparaissent aux endroits pâturés ou piétinés ; *Carex riparia* ne se maintient que pendant une année, alors que le Roseau est

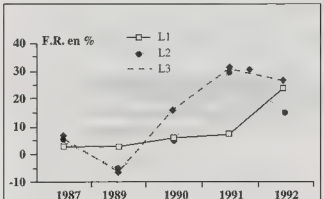


FIG. 6. Evolution du sol nu sur les trois lignes permanentes
Bare soil on the lines 1-2-3.

encore présent mais déjà consommé. *Apium nodiflorum* devient abondant dans les zones piétinées.

DISCUSSION

La régression des Roselières par le pâturage extensif a déjà été observée (BASSETT, 1980 ; LECOMTE et LE NEVEU, 1986) mais il reste difficile d'évaluer la part liée à la consommation des végétaux par rapport à celle liée au piétinement.

EFFET DIRECT PAR LA CONSOMMATION DU ROSEAU (*PHRAGMITES AUSTRALIS*)

Le pâturage de cette espèce est facile à observer sur le site du Quellen (GICQUEL-BOUHMADI, 1992). Les observations phénologiques (GANNE, com. orale) montrent que les jeunes pousses sont consommées préférentiellement. Cependant, il n'est pas possible de quantifier le prélèvement. Bien qu'il n'y ait aucun apport extérieur de nourriture, les bilans sont impossibles à effectuer car les Chevaux pâturent la Roselière mais également une douzaine d'hectares occupés par d'autres groupements.

L'impact du broûtage peut être observé sur la croissance et la survivance des plantes. L'organe prélevé n'est pas le même chez toutes les espèces. Chez le Roseau, le prélèvement d'une jeune pousse empêche le développement d'un pied. La formation des graines peut être empêchée et la reproduction sexuée compromise bien qu'en absence de pâturage la reproduction se faisait principalement de manière végétative. *Carex riparia* est éliminé par suite de la consommation précoce d'organes essentiels à sa survie. La plante est coupée au ras du sol. Selon EDWARD & GILLMAN (1987), il n'y a pas de relation entre la quantité de matériel consommé et l'abondance des plantes. Ainsi le prélèvement d'une quantité réduite de *Carex riparia* élimine l'espèce alors que le broûtage des feuilles d'*Iris pseudacorus* à des stades phénologiques plus tardifs ne semble pas avoir de conséquences sur le développement de l'espèce.

Dans son alimentation, le Cheval sélectionne certaines plantes beaucoup plus que les ruminants (DUNCAN, 1991). Ainsi au Quellen, il va chercher les jeunes pousses de Roseau et plus tard celles de *Carex riparia*. Il exerce sur ces plantes une sélection directe. Par contre, *Oenanthe crocata* qui est toxique, n'est pas consommée et peut donc se développer pleinement. Dans le nouveau groupement, des espèces sont délaissées par les Chevaux (*Oenanthe crocata*, *Apium nodiflorum*). Il s'en suit une diminution de la valeur pastorale qui devrait favoriser la pénétration dans la Roselière. Pour l'instant, c'est l'objectif fixé mais à long terme il sera nécessaire de veiller à ce que la pression de pâturage n'aille pas au-delà de la résistance des communautés (LUCKEN, 1990).

EFFET INDIRECT PAR LE PIÉTINEMENT

Le Roseau (*Phragmites australis*) est particulièrement sensible au piétinement. HASLAM (1972) a montré que les méristèmes situés sur des pousses allongées étaient particulièrement vulnérables. Les rhizomes et les jeunes pousses brisés constituent un obstacle au développement de la plante.

Le piétinement provoque un ameublissement du sol, la litière est enfouie, l'aération diminuée (GIFFORD & HAWKINS, 1978). L'horizon de surface devient plus hygrophile, les dépressions formées retiennent l'eau. Les conditions de germination sont modifiées. Sur ce point, EDWARD & HOLLIS (1982) montrent que l'enfouissement des graines change les conditions de germination. Certaines semences pourrissent ou d'autres germent plus rapidement.

Les Chevaux jouent également un rôle de dispersion des graines en secouant les plantes ou en les déplaçant ; le transport externe contribue au maintien des plantes annuelles. De même, les graines contenues dans les fesces augmentent la diversification spécifique de certains sites (JANZEN, 1981).

Au Quellen, l'ouverture du milieu a permis le développement d'espèces nouvelles, ainsi *Scirpus setaceus* est apparu dans les empreintes des sabots des Chevaux.

MODIFICATIONS DES SUCCESSIONS VÉGÉTALES

L'effet direct par la sélection des plantes et l'impact indirect modifient la compétition entre les plantes. De nouveaux groupements végétaux sont apparus.

Les figures 5 et 7 mettent en évidence une modification rapide de la flore. L'augmentation de la diversité spécifique qui a déjà été observée dans des Roselières pâturées par des Chevaux (MAJCHRZAK, 1992), est à mettre en relation avec la création de microhabitats.

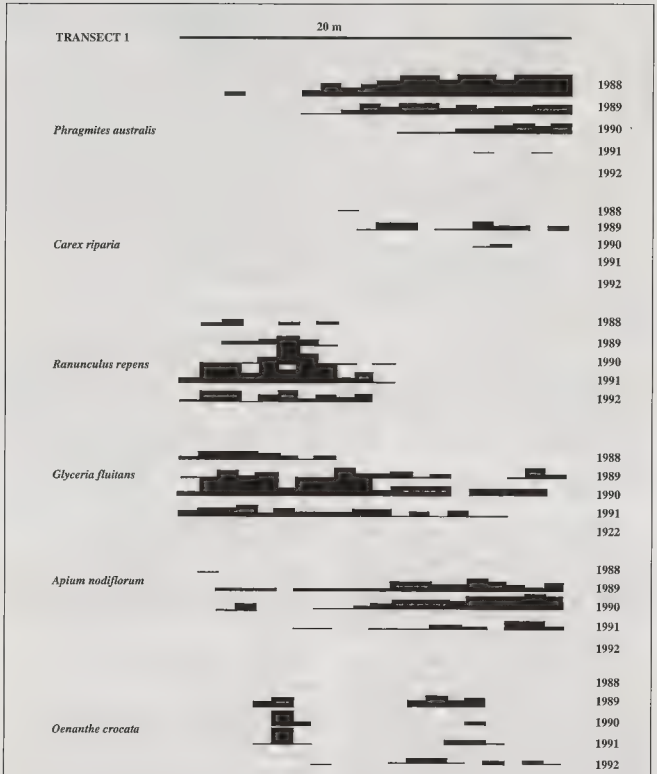


FIG. 7.– Dynamique des principales espèces le long du transect entre 1988 et 1992.
Main species dynamic along transect from 1988 to 1992

D'un point de vue phytosociologique, la Roselière relève du *Phragmition australis* (W. KOCH 1936). Elle fait place, dans l'exemple étudié, à un stade fugace à *Carex riparia* qui pourrait être rattaché au *Caricetum ripariae* (POO, 1923). Le stade suivant, marqué par *Apium nodiflorum* et *Glyceria fluitans*, relève peut-être du *Sparganion-glycerion fluitantis* (Br.-BI. et SISSIGH 1942). Ces nouveaux groupements semblent se maintenir relativement longtemps.

Nous avons remarqué différentes stratégies : les plantes qui régressent comme le Roseau, celles qui représentent un stade transitoire telles que *Carex riparia* et celles qui progressent régulièrement comme *Oenanthe crocata*.

La modification de la Roselière du Quellen relèverait selon les modèles de CONNELL & SLATYER (1977) d'un mécanisme de changement de type inhibition. Les Chevaux permettent à de nouvelles plantes de s'installer et celles-ci envahissent et éliminent la végétation établie. Là où le sol est plus humide (ligne 3), le Roseau résiste mieux à la pression et il pourrait s'agir d'une situation de tolérance.

Pour évaluer l'impact du pâturage sur la dynamique de la végétation, il est nécessaire de bien situer les limites des processus étudiés. La pression du broûtage et du piétinement ne se répartit pas de manière homogène sur la surface étudiée. Il est facile de distinguer des zones de parcours et des zones de repos où le piétinement l'emporte sur le broûtage. De plus, la dynamique de la végétation ne dépend pas uniquement du pâturage mais également des aléas climatiques tels que la sécheresse ou le niveau d'eau.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Monsieur G. CAMBERLEIN du Bureau des Espaces Naturels Sensibles du Conseil Général des Côtes d'Armor pour son aide

BIBLIOGRAPHIE

BASSETT, P. A., 1980.– Some effects of grazing on vegetation dynamics in the Camargue, France. *Vegetatio*, 43 : 173- 184.

CANFIELD, R. M., 1941.– Application of the line intercept method in sampling range vegetation *J. for*, 39 : 388-394

CLEMENTS, F. E., 1916.– *Plant succession : an analysis of the development of vegetation.* Carnegie Inst. Washington publ., 242 : 512 p.

CONNELL, J. H. & SLATYER, R.O., 1977.– Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111 : 1119-44.

CRAWLEY, M. J., 1983.– *Herbivory : The dynamics of plant-animal interactions.* Blackwell Scientific Publications, Oxford . 253 p.

DAGET, Ph., & POISSONET, J., 1971.– Principes d'une technique d'analyse quantitative de la végétation des formations herbacées. *Doc. C.E.P.E.-C.N.R.S.*, Montpellier, 56 : 85-100.

DUNCAN, P., 1991.– *Horses and grasses* Springer Verlag, New-York : 287 p.

DUNCAN, P., D'HERBES, J M , 1982.– The use of domestic herbivores in the management of wetlands for waterbirds in the Camargue, France *In* SCOTT, D A. ed *Management of wetlands and their birds.* International Waterfowl Research Bureau, Slimbridge : 51-67

EDWARDS, P. J & GILLMAN, M P., 1987.– Herbivores and plant succession. *In* : GRAY, A J., CRAWLEY, M. J. & EDWARDS. P. J (eds) ; *Colonizatioll, Succession and Stabilitry.* 26th Symposium of the British Ecological Society, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 73-82.

EDWARDS, P. J & HOLLIS, S , 1982.– The distribution of excreta on new forest grassland used by cattle, ponies and deer. *J appl. Ecol* 19 : 953-964

FORGEARD, F. & TOUFFET, J., 1980.– La recolonisation des landes et des pelouses dans la région de Pampont. Evolution de la végétation au cours des trois annees suivant l'incendie. *Bull. Ecol.*, 11 : 349-358.

GICQUEL-BOUMAHDI, E., 1992.– Gestion du marais du Quellen par le pâturage extensif. Utilisation du milieu par le cheval Camargue. *Rapport Univ. Rennes. I., Conseil général* 22 . 61 p.

GIFFORD, G F. & HAWKINS, R.H., 1978.– Hydrologic impacts of grazing on infiltration : a critical review. *Water Resour Res.*, 14 : 305-313.

GLOAGUEN, J.C. & TOUFFET, J., 1974.– La végétation des landes du Cap Fréhel . étude orientée le long de quelques transects. *Botanica Rhedonica*, série A, 13 : 57 75

GORDON, I. J., DUNCAN, P., GRILLAS, P., & LECOMTE, T., 1990.– The use of domestic herbivores in the conservation of the biologic richness of european wetlands. *Bull. Ecol.*, 21 . 49-60.

HASLAM, S. M , 1972 – Biological flora of the British Isle. *Phragmites communis. Trn. J Ecol* , 60 : 585-610.

JANZEN, D., 1981.– Enterolobium cyclocarpum seeds passage rate and sulvival in horses, Costa Rican Pleistocene and dispersal agents. *Ecology*, 62 : 593-601

LECOMTE, T. &t LE NEVEU, C., 1986.– *Le Marais Vernier : contribution à l'étude et à la gestion d'une zone humide.* Thèse Université Rouen, 624 p

LONG, G., 1958.– Description d'une méthode linéaire pour l'étude de la végétation. *Bull. Serv Carte Phytogéogr.*, série B, 3, 107-127.

LUCKEN, J. O., 1990. - *Directng ecological succession.* CHAPMAN and HALL ed. London, 251 p

MAJCHRZAK, Y., 1992.– Evolution des communautés végétales de marais tourbeux soumises au pâturage de bovins et d'équins. *Thèse Grenoble 1*, 155 p.

PARKER, K. W , 1951-1954.– A method for measuring trend in range condition on national forest ranges. Adm. Studies, Forest Service, *U.S.D.A. mméo, mem. originul* 1951, révisé 1954

ROZE, F., 1987.– *Marais du Quellen, impact du pâturage.* Doc labo. écologie. végétale Univ. Rennes 1., Conseil général des Côtes-du-Nord, 35 p.

RÉSUMÉS DE THÈSES

DARRACQ Sonia.– ***La dynamique du tapis végétal dans la région du Sasse et du Grand-vallon (Alpes de Haute-Provence, France). Recherche méthodologique et application.*** **Thèse de l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Spécialité Sciences Forestières - 374 p, soutenue le 25 juin 1992 à l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, 14 rue Girardet, 54042 Nancy Cedex. JURY : MM P. BLANDIN, Président, A. PAVE, Rapporteur, F. ROMANE, Rapporteur, Mme E. KRIZOVA, MM, C. MILLIER, J.-C. RAMEAU, C. RUPE.**

Les régions de moyenne montagne sont actuellement soumises à une déprise agricole très importante, qui entraîne, entre autres conséquences, une modification plus ou moins rapide de la végétation, à la fois de façon quantitative (modification des surfaces de certaines formations végétales) et qualitative (changements dans la composition floristique). Cette transformation du tapis végétal est particulièrement sensible dans les pelouses anciennement pâturées ou les anciennes zones cultivées qui sont peu à peu enfrichées, mais aussi au sein des formations boisées, fortement exploitées jusqu'au 19ème siècle et qui sont actuellement délaissées, ainsi que dans les peuplements plantés massivement durant la première moitié du 20ème siècle sur des terrains plus ou moins érodés.

Face à cette situation, la question posée par les gestionnaires de l'espace est celle de l'aménagement de ces espaces de moyenne montagne touchés par la déprise rurale : quelle gestion pratiquer ? comment et à quel prix ? Cette demande concrète est précédée d'une remarque des organismes de recherche finalisée : « *il faut connaître la dynamique végétale pour pouvoir la gérer* », remarque qui renvoie à une question fondamentale concernant la recherche d'une méthode d'étude de la dynamique végétale.

L'objectif de ce travail est donc la mise en évidence d'une méthode permettant de connaître les modalités des successions végétales, les vitesses d'évolution et les facteurs intervenant dans la dynamique végétale après déprise rurale plus ou moins ancienne. Une application a été réalisée dans une petite région des Alpes du sud où la transformation du tapis végétal est réelle dans les trois situations suivantes : friches, formations boisées, plantations. Comment décrire ces situations, estimer les principaux facteurs et les vitesses de leur évolution ?

LA DÉMARCHE

Ce travail comporte deux parties complémentaires .

• La recherche d'une méthode permettant, à partir de toutes les données disponibles (car *a priori* aucune n'est « meilleure » qu'une autre) et avec les outils nécessaires à la gestion et la manipulation de ces données, de mieux connaître la dynamique de la végétation. Un certain nombre de préliminaires sont indispensables, concernant la définition des concepts d'écosystème, de paysage, d'écocomplexe, de station, de structure, le tout relevant finalement d'une vision systémique et pluridisciplinaire de l'écologie. En effet, les phénomènes de succession végétale ne sont en général pas unidirectionnels : différentes voies sont possibles à partir d'une origine commune, que ce soit dans la dynamique après abandon d'une parcelle agricole ou après arrêt de la pression humaine sur un massif forestier établi. De plus, la dynamique peut s'appréhender à plusieurs échelles spatiales, chacune révélant un certain type de phénomènes, toutes étant complémentaires. Il est donc important de prendre en compte à la fois des facteurs historiques et des facteurs agissant actuellement, des facteurs s'exprimant à petite ou moyenne échelle (région) et d'autres s'exprimant à grande échelle (placette, individu).

L'approche systémique est un moyen d'inclure dans une même « unité fonctionnelle » (écosystème ou écocomplexe suivant les niveaux spatio-temporels où l'on se situe) l'ensemble des facteurs intervenant dans la dynamique végétale. Une telle approche permet une meilleure définition de l'objet d'étude (qui est un phénomène, la succession des états du tapis végétal) et de son environnement (les conditions de milieu et les actions anthropiques). Il est alors indispensable de décrire les relations entre l'objet et son environnement afin de :

- se placer dans des conditions écologiques aussi peu hétérogènes que possible pour mettre en évidence les processus de dynamique, sachant que l'homogénéité ne saurait être atteinte et qu'il faut faire la part des choses entre la précision que l'on peut obtenir en décrivant le milieu et la végétation et le caractère nécessairement « grossier » (quoiqu'indispensable en première approche) de l'étude synchronique et de toutes les comparaisons (d'âge, de hauteur, de densité) réalisées ensuite ;
- proposer, dans chacun des biotopes ainsi définis, des hypothèses sur la végétation potentielle (c'est à dire la végétation vers laquelle tend la dynamique en fonction des potentialités stationnelles actuelles et en supposant que la pression anthropique soit très faible ou nulle) afin de confirmer ou d'infirmer cette idée au vu des réelles pratiques anthropiques.

• L'application de la méthode proposée est réalisée dans une petite région des Alpes de Haute-Provence afin d'en tester la validité et les limites. La description des états successifs de la végétation comporte deux étapes complémentaires : une description de l'état actuel de la végétation et une recherche visant à reconstituer l'histoire du tapis végétal à l'échelle régionale à partir de diverses sources d'information (étude historique, photographies aériennes, archives cadastrales) ; c'est la combinaison de

cartes de physionomie végétale réalisées par l'interprétation des missions de photographies aériennes de 1948 et 1982 qui a permis une approche globale de la dynamique végétale dans les deux massifs choisis pour l'étude synchronique. Dans ces massifs, les mesures dendrométriques réalisées avaient deux objectifs : (1) représenter l'étagement vertical des arbres et la projection des houppiers au sol et (2) vérifier que les variations des paramètres dendrométriques entre deux placettes traduisent bien une « succession ». Il est particulièrement fructueux d'utiliser l'ensemble des données disponibles, surtout dans le cas où l'on ne peut réaliser d'observation directe sur placette permanente ; l'approche synchronique est suffisamment imprécise pour devoir être confortée par tous les moyens possibles, en particulier ceux qui « simulent » une approche diachronique : photographies aériennes à différentes dates et dendrochronologie.

LES RÉSULTATS

Ce travail est surtout une recherche méthodologique et les réponses concrètes apportées sont le plus souvent partielles ; pourquoi ?

• La complexité de la région d'étude et le fait qu'il soit presque impossible de se situer dans des conditions où les facteurs écologiques « principaux » (topographie, altitude, bioclimat, lithologie) soient réellement homogènes, obligent à se situer soit à une échelle générale (par exemple du 1/50 000ème), soit à affiner à l'extrême (par exemple au 1/5 000ème). Il aurait été plus fructueux de choisir une zone plus petite et moins écologiquement hétérogène. La description complète et fine des secteurs écologiques et des stations est cependant indispensable pour le choix des massifs où sera étudiée la dynamique à l'échelle de la placette. Dans un premier temps, l'approche cartographique suffit à la détermination :

- des unités physionomiques de végétation (vérifiée *a posteriori* par la réalisation de relevés phyto-écologiques dans chaque unité) et
- des unités de milieu homogènes (types de stations),

afin de donner une première idée des successions végétales dans la région pour choisir en connaissance de cause l'emplacement de placettes censées se succéder dans le temps.

• L'approche historique aurait dû être approfondie (relations entre les états successifs du tapis végétal et les usages, en particulier). En effet, dans la région d'étude, comme dans la plupart des régions françaises, la végétation actuelle est vraiment « sous influence humaine ». La plupart des formations végétales a été perturbée ou aménagée de diverses façons au cours de l'histoire. C'est certainement un des points qui devra être développé dans une étude ultérieure.

• De même, une bonne étude des conditions socio-économiques actuelles devrait permettre (1) de préciser l'importance des actions anthropiques actuelles et (2) de tenter une estimation des actions anthropiques futures afin que les hypothèses d'une végétation potentielle soient reliées à une réalité intégrant un des principaux facteurs agissant sur la répartition de la végétation : les actions humaines.

• L'étude de la dynamique végétale proprement dite a été considérablement amputée par rapport à ce qui avait été prévu initialement : diminution du nombre de massifs (et donc de situations écologiques diverses) et surtout, ce qui est le plus « grave » car cela nuit à la précision du résultat, diminution du nombre de placettes au sein d'un massif. La reconstitution synchronique des deux massifs retenus sur les quatre initialement prévus.

• Il est possible, à partir des mesures dendrométriques réalisées sur les placettes d'une même succession synchronique, de faire des « projections dans le futur » et de générer des tableaux de mesures correspondant à l'état du peuplement dans *x* années. Cependant, les relations entre les paramètres dendrométriques n'évoluent pas de façon linéaire et ne sont pas linéairement reliés entre eux. De plus, les peuplement sont suffisament irréguliers pour qu'il n'y ait pas de corrélation entre ces différentes mesures. Ainsi, les projections dans le futur sont possibles mais tout à fait hasardeuses tant que l'on ne dispose pas d'informations plus fiables concernant l'état passé et de modèles permettant de simuler l'évolution des mesures dendrométriques les unes par rapport aux autres.

Cependant, en réponse aux questions posées par les gestionnaires de l'espace puis par les organismes de recherche finalisée et fondamentale, la démarche permettant de reconstituer la dynamique végétale à différentes échelles spatiales est mise au point et testée. Indépendante de la région étudiée, cette démarche repose sur la mise en évidence de zones « homogènes » pour des critères à la fois écologiques, historiques et socio-économiques puis sur la reconstitution synchronique des phénomènes dynamiques à une échelle plus grande. Cette connaissance des mécanismes de la dynamique végétale, extrapolée à l'ensemble d'une région, permet le test de différents *scenarii* d'aménagement de l'espace et l'évaluation de leurs conséquences sur la végétation.

EFFICACITÉ DES OUTILS UTILISÉS

Les outils informatiques ont été choisis parmi ceux, si possible originaux pour ce type d'étude, qui permettent (ou au moins facilitent) la gestion commune de données issues des différents niveaux d'observation spatiaux et temporels : Système d'Information Géographique et Système de Gestion de Base de Données Relationnelle.

Les deux principales sources d'information pour la description de l'état actuel de la végétation et du milieu sont (1) les cartes géologiques, climatiques, topographiques et les photographies aériennes récentes, c'est à dire des données spatiales à moyenne échelle et (2) les relevés phyto-écologiques réalisés dans la région du Sasse et du Grand-Vallon, c'est à dire des données ponctuelles à très grande échelle. Comment relier ces deux types de données ? L'utilisation d'un Système d'Information Géographique permet de gérer conjointement différents niveaux spatiaux et de mettre en correspondance des informations surfaciques et ponctuelles.

Un système d'analyse et de traitement d'images a été testé afin d'automatiser les comparaisons spatiales sur une grande quantité de photographies aériennes (entre 50 et 75 suivant les dates pour les 25 000 hectares de la région d'étude) prises à plusieurs dates sur la même région, à des échelles et avec une qualité bien différentes. Un tel système corrige automatiquement les déformations dues (1) au relief en général escarpé et (2) à la prise de vue. Pour des raisons essentiellement matérielles, seule une petite partie des photographies a pu être traitée, mais un tel système est une bonne alternative à la photo-interprétation

manuelle lorsque l'on doit travailler sur un nombre important de photographies aériennes.

Pour conclure, un Système d'Information Géographique au sens large (c'est à dire comprenant logiciels et matériels plus ressources humaines et financières) est un outil de base indispensable en écologie puisque les données manipulées, nombreuses et complexes, sont toutes spatialisées et que l'on peut, à partir de documents anciens (documents cadastraux, photographies aériennes, cartes...), avoir une approche de la dimension temporelle. La mise en évidence de zones écologiquement « homogènes » à petite ou moyenne échelle est aisément automatisée sur l'ensemble de la région étudiée et sert de base à une description plus fine des milieux. A l'échelle des massifs, la représentation spatiale des différentes étapes de la dynamique forestière après déprise rurale, reliée aux conditions écologiques et socio-économiques, permet une extrapolation des résultats obtenus à l'ensemble de la région étudiée.

SAJALOLI Bertrand.– ***Les zones humides du Laonnois (Aisne, France) : fonctionnement, usages, gestion.*** **Thèse de Doctorat de l'Université de Paris I Panthéon-Sorbonne, 629 p. soutenue le 22 janvier 1993 au C.N.R.S. de Meudon. JURY : MM. BOURNÉRIAS, Président, M.A. GODARD, Rapporteur, Mme C. COSANDEY, MM G. DOREL, Professeur à l'Université de Paris I, R. REGRAIN, Mme Y. VEYRET.**

Les zones humides continentales de la France des plaines et des bas plateaux connaissent aujourd'hui un vif regain d'intérêt que motivent conjointement l'ampleur des agressions dont elles font l'objet et la prise de conscience de leurs richesses naturelles et de leur utilité pour l'homme. Pourtant, espaces méconnus, souvent considérés comme inutiles voire nuisibles, les marais continentaux attendent des études précisant leur fonctionnement physique et leur utilisation par l'homme afin de définir les termes de leur exploitation rationnelle et de leur préservation. Ceci réclame une approche géographique globale dans laquelle l'eau s'inscrit comme le facteur dominant. Il s'agit de confronter les faits physiques, et au premier chef le déroulement naturel du cycle de l'eau, aux types successifs de valorisation et de gestion de l'eau, à rechercher des correspondances entre les modes d'organisation des sociosystèmes et les modes de fonctionnement des hydrosystèmes paludéens. Ce travail, qui s'est effectué au sein du Centre de Biogéographie et d'Ecologie de l'Ecole Normale Supérieure de Fontenay-Saint-Cloud, URA 1514 CNRS, entend apporter une contribution géographique aux sciences de l'environnement.

Les marais de la Souche et de Cessières-Montbavin (Aisne, France), représentatifs des tourbières de Picardie, se prêtent particulièrement bien à cet objectif. Ils appartiennent à un même ensemble régional, le Laonnois, où les échanges entre l'homme et l'eau sont très intenses et anciens. Ils constituent des espaces palustres très différents par la taille (3 000 hectares pour le premier, 300 pour le second), par leur cadre morphologique (vaste vallée développée dans la plaine de la craie, dépression étroite taillée dans les assises tertiaires), par la chimie de leurs eaux et par leur végétation (bas marais eutrophe lié à l'affleurement de la nappe de la craie pour le premier, marais où se juxtaposent de façon unique en Europe Occidentale les deux types opposés de tourbières -oligotrophe et alcaline- pour le second). Ils connaissent aujourd'hui des mises en valeur assez éloignées (fortes interventions à vocations multiples et souvent antagonistes pour les marais de la Souche, faible pression à dominance cynégétique pour la vallée de Cessières-Montbavin). Exceptionnellement riches sur le plan biologique, ils sont chacun à l'origine de projets de réserve naturelle qui nécessitent une bonne articulation entre les besoins exprimés par les sociétés locales et les impératifs écologiques de protection. Après un long plaidoyer pour une approche géographique globale des zones humides, la première partie de ce travail est consacré à la présentation générale des marais laonnois et des sociétés locales proches, à la mise en place du cycle de l'eau dans les vallées de la Souche et de Cessières-Montbavin et à leur étude écologique détaillée.

La deuxième partie de l'étude conduit de l'eau à l'homme : il s'agit d'étudier le fonctionnement des milieux physiques tels qu'ils se présentent actuellement, c'est-à-dire intensément bouleversés par les sociétés humaines, et d'évaluer la part respective des dynamiques spontanées et des dynamiques provoquées par les actions anthropiques.

Dans un premier temps, les modalités naturelles du cycle de l'eau sont précisées par des études hydrogéologiques et hydrologiques bien sûr appuyées sur l'examen des bilans hydriques et hydrologiques. Le marais de Cessières-Montbavin constitue un véritable laboratoire de terrain où sont entreprises des méthodes d'investigation scientifique de l'espace à grande échelle (réseau et transects piézométriques, mesures climatologiques stationnelles ..) organisées notamment autour de la gestion informatique d'un réseau piézométrique d'environ 150 unités. A partir de relevés mensuels et décadaires effectués depuis plus de 15 ans, de mesures automatiques effectuées toutes les 6 minutes pendant un an, la dimension temporelle des cycles emboités de l'eau, c'est-à-dire les variations de l'alimentation des nappes à l'échelle de l'épisode élémentaire de charge, de l'alternance des saisons et de la succession des années, est mise en évidence. Nos préoccupations fixent également une dimension spatiale au cycle de l'eau et mettent l'accent sur les relations entre sol et nappe aux aires de contact milieu humide-milieu sec. Il s'agit de préciser leurs solidarités hydrogéologiques et d'esquisser une analyse spatiotemporelle des « fronts » humides. Les marais de la Souche sont un terrain d'expérimentation des techniques mises au point à Cessières mais accueillent aussi des recherches spécifiques. Plus vastes, intensément marqués par l'homme, ils connaissent une alimentation originale liée aux modalités de l'affleurement de la nappe de la craie (résurgences artésiennes) et motivent des études couplant les approches hydrogéologiques et hydrologiques, surtout aux niveaux des fossés de drainage, afin d'envisager une éventuelle gestion hydraulique.

Dans un deuxième temps, sont examinés les effets des principales mises en valeur actuelles de ces zones humides sur le cycle de l'eau. Inaugurée à Cessières par l'estimation des effets du déboisement sur le battement de la nappe phréatique et par celle du curage des fossés, cette approche est poursuivie et accentuée dans les marais de la Souche. Elle dresse le bilan de la gestion des eaux conduite par l'Association Syndicale des Marais Septentrionaux du Laonnois, évalue les modalités et les influences des campagnes de faucardage sur le niveau des eaux, cerne les différents utilisateurs de l'eau (agriculteurs, industriels, communes ..) et mesure l'impact de leurs fonctions ou de leurs rejets sur le cycle de l'eau.

En définitive, les solidarités hydrologiques qui régissent les hydrosystèmes paludéens leur confèrent une grand vulnérabilité et une très forte mobilité. Elles soulignent les dangers des interventions qui n'intègrent que le court terme.

La troisième partie de l'étude conduit de l'homme à l'eau. Motivée par la vigueur et l'ancienneté des interventions humaines sur le milieu, elle tente de cerner les fonctionnements actuels et révolus des sociosystèmes paludéens.

L'inventaire et l'historique des affectations successives liées aux zones humides, l'évaluation de leur importance relative en terme d'effectifs et d'origines géographiques de leurs acteurs, en terme de valeur marchande et de pouvoir, constituent la première phase de cette approche et ont été réalisés avant et après le dessèchement des marais intervenu dans la première moitié du XIX[ème] siècle. Ces marais connaissent encore (ou connaissaient il y a peu) des mises en valeur anciennes. Il s'agit, d'une part, des cultures maraîchères et du pâturage qui ont limité le boisement du marais et, d'autre part, de l'extraction de la tourbe, surtout développée dans les marais de la Souche, qui, de la fin du XIX[ème] siècle à la Deuxième Guerre Mondiale, a, non seulement procuré des revenus très importants aux propriétaires des marais, mais encore troué l'aire palustre de milliers d'étangs. Constamment pratiquées, la chasse et la pêche assurent aujourd'hui l'essentiel de la fréquentation et des revenus issus du marais et apparaissent comme de véritables vocations : leurs influences sur la gestion des eaux et plus généralement sur la dynamique des paysages sont déterminantes. La populiculture, développée dès le début du siècle et devenue véritable or vert des aires hydromorphes à partir des années 1950, s'est avérée peu rémunératrice et mal adaptée aux milieux tourbeux qu'elle recouvre pourtant communément. Enfin, trois groupes de vocations récentes prennent une plus grande acuité et ne se satisfont pas toujours les uns des autres. En premier lieu, les pressions exercées par les défenseurs de la nature sont puissantes et grandement justifiées par la rareté des sites. Cette préoccupation rejoint parfois celles des pêcheurs et des chasseurs qui cherchent à préserver les milieux favorables à la faune chassable et visent à protéger la pureté des eaux. En deuxième lieu, les besoins en eau et les rejets des communes, la toxicité des effluents déversés par des industries polluantes, les engrais déversés sur les terroirs de grande culture encadrant les zones humides, altèrent la qualité des eaux et menacent les écosystèmes. Enfin, à la fois chance de revenus et risque de dégradations pour le marais, le tourisme vert connaît un formidable renouveau depuis 1975.

Le but recherché est donc d'établir, depuis le moyen âge, des correspondances entre l'histoire des hommes et le fonctionnement des hydrosystèmes, de donner une dimension historique à l'hydrosystème. L'originalité de cette étape qui conduit de l'homme à l'eau, n'est pas l'étude des sociosystèmes en eux-mêmes, mais celle de leurs effets spatiaux, du suivi de leur inscription dans les paysages. Ceci réclame un rapprochement systématique entre la trace écrite (celle des archives historiques, des arrêtés municipaux ou préfectoraux…), la parole (celle des enquêtes, des interview, des simples témoignages…) et le document cartographique. Il en découle des cartes d'évolutions paysagères, des tableaux retraçant la succession historique des modes de gestion de l'eau qui, reflétant les termes des rapports dialectiques entre les sociétés humaines et les systèmes écologiques, autorisent, grâce à la méthode des scénarios régressifs, à prévoir les mutations à venir.

La solidarité des différents éléments composant les milieux humides continentaux, l'organisation paysagère et fonctionnelle qui l'exprime, se nouent autour d'une gestion particulière des eaux reflétant surtout les choix dominants prononcés par les société humaines environnantes en matière de valorisation. Or, les mutations rapides des structures socioéconomiques favorisent l'émergence de nouvelles vocations, de nouveaux groupes sociaux qui contestent avec virulence les choix effectués précédemment : une multitude de conflits en découle. Laboratoires des rapports de force entre les différents acteurs sociaux, ces conflits révèlent les mécanismes juridiques, fonciers, économiques, psycho-sociologiques, conférant à un groupe donné un pouvoir suffisant pour imposer, durant un temps plus ou moins long, une affectation dominante à l'aire palustre. Il s'agit donc de les identifier et de dévoiler la mécanique des pouvoirs s'exerçant sur les zones humides. Du moyen âge à aujourd'hui, les archives historiques, la presse, les sources orales mentionnent une cohorte de conflits intéressant la gestion des eaux. Ils se cristallisent autour de quelques enjeux : le niveau des eaux d'une part, qui voit s'affronter les ennoyeurs (chasseurs, pêcheurs…) et les dessécheurs (agriculteurs, populiculteurs…), la qualité des eaux de l'autre, qui, dépassant les clivages traditionnels, unit les écologistes et les chasseurs, les pêcheurs et les agriculteurs contre les industriels et certaines communes. Enfin, ils se nouent autour de compétences territoriales impliquant des échelles très différentes allant des cadres locaux aux échelons nationaux voire internationaux.

Cette troisième partie exprime les besoins locaux en matière de zone humide et établit que le fonctionnement des hydrosystèmes paludéens est plus lié à la superposition qu'à la succession des grands aménagements. Malgré leur très faible inertie, leur grande mobilité, ces lieux d'eau sont aussi des lieux de mémoire.

Le dernier temps est celui de la conclusion, celui de la rencontre et du bilan. Rencontre entre l'eau, dont on a cerné les logiques, et l'homme, dont on a suivi les motivations : la fine marqueterie des paysages des milieux humides continentaux accède à une plus grande cohérence parce que chacune de ses mailles commence à être explicitée. Bilan aussi, car d'une zone humide à l'autre, les relations sont rarement identiques et ont pu tourner successivement à l'avantage ou au détriment d'un groupe spécifique d'acteurs sociaux ou de facteurs naturels, selon des modalités particulièrement diverses.

Cette étude a pour ambition d'aider à définir et à mener à bien des mesures de gestion de l'eau, tout à la fois adaptées au milieu humide à protéger et au milieu social dans lequel il s'inscrit. La recherche d'un consensus est vitale, elle s'avère souvent possible par une active politique de dialogue et de concertation.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES
— *CONTENTS* —
VOLUME 24, 1993

ACOT P.– La Phytosociologie de Zürich-Montpellier dans l'écologie française de l'entre-deux guerres
The Zürich-Montpellier school of phytosociology in French ecology during the interwar years ..... **52 (1)**

BAUDET J. & GRUET Y.– Quelques ports en eau profonde de Loire-Atlantique : modifications des fonds et incidences sur les peuplements benthiques
Management of deep water yacht ports in the Loire-Atlantique coast : changes in benthos characteristics and their effects on communities ..... **92 (2-4)**

BERGANDI D.– Fundamentals of ecology de E.P. Odum : véritable « approche holiste » ou réductionnisme masqué ?
E.P. Odum's « Fundamentals of Ecology » real « holistic approach » or hidden reductionism ? ..... **57 (1)**

BIORET F. & BRIGAND L.– Fréquentation humaine et protection des espaces naturels littoraux : un exemple de diagnostic en vue d'une stratégie d'aménagement intégrée
Human frequentation and conservation of coastal natural areas : an example of diagnosis with a view to integrated management ..... **96 (2-4)**

BLANDIN P.– Éditorial
Foreword ..... **3 (1)**

CANCELA DA FONSECA J. P.– Community composition : complexity versus diversity
Community composition : complexity versus diversity ..... **31 (1)**

COSSON R.P. & METAYER C.– Étude de la contamination des Flamants de Camargue par quelques éléments traces : Cd, Cu, Hg, Pb, Se et Zn
Heavy metals (Cd, Cu, Hg, Pb, Se, Zn) contamination of Flamingos from Camargue (France) ..... **17 (1)**

CUELLAR O.– *Lizard population ecology : a long term community study*
Écologie d'une population de lézards : étude d'une communauté sur une longue période ..... **109 (2-4)**

DELHAYE L. & PONGE J.-F.– Étude des peuplements lombriciens et des caractères morphologiques des humus dans la réserve biologique de la Tillaie (Forêt domaniale de Fontainebleau, Ile-de-France)
Studies of earthworm communities and morphological features of humus in the Biological Reserve of La Tillaie (State Forest of Fontainebleau, Ile-de-France) ..... **41 (1)**

DELHAYE L. & PONGE J.-F.– Addendum : Étude des peuplements lombriciens et des caractères morphologiques des humus dans la réserve biologique de la Tillaie (Forêt domaniale de Fontainebleau, Ile-de-France)
Addendum : Studies of earthwarm communities and morphological features of humus in the Biological Reserve of La Tillaie (State Forest of Fontainebleau, Ile-de-France) ..... **108 (2-4)**

GUEUGNOT J., COQUILLARD P., MICHELIN Y. & JOUGLA PH.– Agro-écologie des landes et herbages de l'étage montagnard du massif du Sancy (Massif Central, France)
Agro-ecology of highlander heathlandsand grasslands of Massif du Sancy (Massif Central, France) ..... **151 (2-4)**

LE MOAL Y.– Variabilité spatio-temporelle interannuelle des populations de *Donax*, en baie de Douarnenez
Interannual spatio-temporal variations of Donax *populations at Douarnenez Bay (Brittany-France)* ..... **75 (2-4)**

MEINESZ A., ASTIER J.M., BELLONE E., LEFEVRE E., GENOT L., HESSE B. & VITIELLO P.– Impact des aménagements gagnés sur la mer le long des côtes françaises de la Méditerranée (Régions Provence-Alpes-Côte d'Azur et Corse)
Impact of seafront managements on benthic life along southeastern French Mediterranean coasts ..... **100 (2-4)**

MOULIS D., BARBEL P. & RADULESCU M.– Instabilité du trait de côte et rechrche des conditions d'équilibre : le cas de la flèche de la Gracieuse (Bouches-du-Rhône)
Coast instability and research for equilibrium : the experimental management of the « La Gracieuse » sandy spit (Delta of the Rhône river) ..... **104 (2-4)**

PELLERIN J.-C.– Relations interspécifiques entre le Chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) et le Sanglier (*Sus scrofa* L.)
*Relationships between the roe-deer (*C. capreolus*) and the wild boar (*Sus scrofa*)* ..... **179 (2-4)**

PONEL P.– Les Coléoptères du Quaternaire : leur rôle dans la reconstruction des paléoclimats et des paléoécosystèmes
Fossil Coleoptera of quaternary sediment : importance for palaeoecological and palaeoclimatological studies ... **5 (1)**

QUEZEL P. & BARBERO M.– Variations climatiques au Sahara et en Afrique sèche depuis le pliocène : enseignements de la flore et de la végétation actuelle
Climatic changes in the Sahara and dry Africa since pliocene : informations from present flora and vegetation ..... **191 (2-4)**

ROBERT J.-M. & AMIARD J.-C.– Influence de la Loire sur les caractéristiques physico-chimiques des eaux de l'estuaire externe et des zones adjacentes
Influence of the Loire river on the physico-chemical characteristics of water in the external estuary and adjacent area ..... **78 (2-4)**

ROMÉO M., GNASSIA-BARELLI M., SIDOUMOU Z. & NGUYEN PH.– Variations spatio-temporelles des concentrations en métaux traces chez le Mollusque *Donax rugosus* de la côte mauritanienne
Spatio-temporal variations of trace metal concentrations in the mollusc Donax rugosus *along the Mauritanian coast* ..... **83 (2-4)**

ROZÉ F.– Successions végétales après pâturage extensif par des chevaux dans une roselière
Successional patterns after extensive grazing by Horses in a Phragmites australis *community* ..... **203 (2-4)**

SAUREAU P.-G., ROBIN J.-P. & MARCHAND J.– Les mortalités estivales du Mulet *Liza ramada* en Loire : dysfonctionnement cyclique du rôle de voie de migration d'un estuaire
Summer mortality of the amphihaline grey Mullet Liza ramada *in the Loire estuary : cycling disfunctionning of an estuary as a migration route* ..... **87 (2-4)**

THOMASSON M. & THÉODORE G.– La végétation des sols récents dans le sud-ouest malgache : exemple de Tuléar. III La série halophile ou série des sansouires
The vegetation of the recent soils in the South-West of Madagascar : example of Tulear III. The halophilous succession ..... **167 (2-4)**

Résumés de thèses
Thesis review ..... **69 /210**

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1er janvier 1994)

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :
- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
- Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point;
- La traduction en anglais du titre, ou sa traduction en français si l'article est écrit en anglais ;
- Une version abrégée de 5000 signes, en anglais si l'article est en français et inversement.
- Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
- Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.—Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In* : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées. Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD.***

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.
Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

TARIF ABONNEMENT POUR LE TOME 25

PARTICULIERS :	Cotisation[1] à la S.F.E.	Abonnement[2]	Total
France et C.E.E	150 F	275 F	425 F
Autres pays	150 F	350 F	500 F
Étudiants, Stagiaires étrangers[3]	50 F	140 F	190 F
COLLECTIVITÉS :	H.T	T.V.A. 2,1 %	T.T.C
France	509,30 F	10,70 F	520 F
Agences et libraires (remise 10 %)	458,37 F	9,63 F	468 F
Étranger	528,89 F	11,11 F	540 F
Agences et libraires (remise 10 %)	476,00 F	10,00 F	486 F

[1] Les membres de la S.E.F. reçoivent la « Lettre de la Société Française d'Écologie »
[2] L'abonnement peut être souscrit indépendamment de l'adhésion à la S.F.E.
[3] Nécessité d'une attestation d'inscription.

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. – Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue ÉCOLOGIE devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.46.48.51.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.

IMPORTANT** : Les cotisations doivent et les abonnements être payés directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.